



Structure et fonctionnement des écosystèmes benthiques dans les lagons soumis aux perturbations anthropiques- Le lagon de Tahiti, Polynésie française -

Frouin Patrick

► To cite this version:

Frouin Patrick. Structure et fonctionnement des écosystèmes benthiques dans les lagons soumis aux perturbations anthropiques- Le lagon de Tahiti, Polynésie française -. Biodiversité et Ecologie. Université française du Pacifique, 1996. Français. NNT: . tel-01222471

HAL Id: tel-01222471

<https://hal.science/tel-01222471>

Submitted on 30 Oct 2015

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ FRANÇAISE DU PACIFIQUE

Spécialité : ÉCOLOGIE MARINE

**Structure et fonctionnement des
écosystèmes benthiques dans les lagons
soumis aux perturbations anthropiques
— Le lagon de Tahiti, Polynésie française —**

présentée par :

Patrick FROUIN

le 19 décembre 1996, devant la commission composée de :

CLAVIER Jacques, *Rapporteur*, Directeur de recherche, ORSTOM

GLÉMAREC Michel, *Rapporteur*, Professeur, Université de Bretagne Occidentale

HILY Christian, *Directeur de thèse*, Chargé de recherche, CNRS

HUTCHINGS Patricia, *Examinatrice*, Principal research scientist, Australian Museum

PAYRI Claude, *Présidente*, Professeur, Université Française du Pacifique

SALVAT Bernard, *Examineur*, Professeur, École Pratique des Hautes Études

AVANT-PROPOS

Ce mémoire est le résultat d'un travail de recherche initié en 1993 au Centre ORSTOM de Tahiti, où s'est déroulée la phase pratique, et achevé au Centre ORSTOM de Brest. Les financements ont été assurés par le Ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche (allocation de recherche de trois ans), l'ORSTOM, notamment dans le cadre du programme Antropic, l'Université française du Pacifique, la Délégation à l'environnement et la Délégation à la recherche de Polynésie française.

J'adresse mes sincères remerciements aux membres du jury : messieurs Jacques CLAVIER, Michel GLEMAREC et Christian HILY, mesdames Patricia HUTCHINGS et Claude PAYRI et monsieur Bernard SALVAT, pour avoir accepté de juger ce document. Je voudrais tout particulièrement remercier Jacques CLAVIER, qui a fortement contribué au bon déroulement de la phase finale de ce travail. Je lui suis reconnaissant du temps qu'il a bien voulu me consacrer malgré la charge de travail à laquelle il doit faire face. De même, je tiens à remercier Patricia HUTCHINGS, qui m'a fort bien accueilli dans son laboratoire et qui continue à me rendre de nombreux services. Enfin, parmi les membres du jury, Christian HILY reste celui sans qui cette thèse ne serait pas. Je pense avoir accompli ma part du contrat en remettant ce document et j'espère qu'il est totalement satisfait du travail accompli. Je lui suis reconnaissant de m'avoir soutenu jusqu'au bout de l'étape. Merci à Chantal.

Je voudrais aussi remercier plus particulièrement Raymond BAGNIS, Paul De DEKKER et Antoine PERINI, qui ont tous trois déterminé mon orientation vers la recherche. Je profite aussi de ces quelques lignes pour dire à Renaud FICHEZ combien j'ai apprécié l'intérêt qu'il a porté à cette recherche et l'aide qu'il a pu fournir. Jean-Pascal TORRÉTON m'a efficacement initié à la microbiologie ; j'attends qu'il progresse un peu en surf pour lui demander de nouveaux conseils, plus ludiques. Mes remerciements vont aussi à André INTES, qui m'a permis d'avoir des conditions idéales pour mon séjour au Centre ORSTOM de Brest. Je pense aussi au personnel et au directeur du centre ORSTOM de Tahiti ; Joël, Nicolas et Joseph sont le cœur de l'équipe de choc qui m'a aidé à prélever quelques centaines de kilos de sédiment ; j'espère qu'ils méditent toujours sur les discussions philosophiques que nous avons tenu, sur le bateau ou dans un coin de laboratoire. Je pense aussi à Pierre et John qui ont fourni une aide indispensable, qu'ils en soient remerciés. En métropole, Georges RICHARD et Joseph POUPIN ont accompli un précieux travail d'identification d'un bon nombre d'échantillons et je tiens à les remercier de leur aide chaleureuse.

Je ne dois pas oublier non plus Kate et sa famille qui m'ont accueilli fort chaleureusement à Sydney. Enfin, je fais une bise à Aurélie qui ne doit pas être mécontente de voir cette étape enfin accomplie. Dorénavant je n'ai plus d'excuses pour ne pas m'occuper d'elle.

Je ne peux évidemment pas citer toutes les personnes, disséminées sur cette planète, qui m'ont rendu des services divers, qui du plus insignifiant en apparence au plus important, ont tous participé à l'aboutissement de cette étape personnelle. Je tiens donc à les en remercier toutes d'un même élan enthousiaste.

Avec le peu de recul qu'il m'est possible d'avoir, je considère ces quelques années comme une période privilégiée (n'allez pas croire que je me suis tourné les pouces !), que j'espère pouvoir exploiter en continuant dans le domaine de la Recherche car, décidément, ce métier est passionnant. L'avenir proche semble bien noir pour les étudiants entrant ou sortant de troisième cycle mais je veux croire que ce n'est qu'un nuage passager.

A la mémoire de Jean, mon grand-père,

RÉSUMÉ

L'île de Tahiti fait partie de ces écosystèmes tropicaux soumis à une anthropisation croissante. Le complexe récifal, qui représente un élément culturel et économique d'envergure pour les populations humaines, est cependant l'objet d'une connaissance restreinte, notamment au niveau du compartiment benthique de substrat meuble. Cette étude tente donc, d'une part, d'identifier les taxons des communautés benthiques des sédiments lagonaires et de décrire la structure de ces ensembles, d'autre part de mettre en évidence les modalités du fonctionnement de ces peuplements, en prenant en compte les effets d'éventuelles perturbations anthropiques. La confrontation d'un ensemble de variables environnementales des sédiments — représentées essentiellement par les taux de matière organique, granulométrie générale et taux de particules fines, taux de chlorophylle a et phaeopigments — et d'un ensemble de variables relatives au macrobenthos — qui sont la richesse taxonomique (S), l'abondance (A), la biomasse (B) et le type trophique — et au microbenthos permet d'identifier la nature des perturbations et leur intensité.

Les chenaux de l'écosystème lagonaire s'avèrent des zones de décantation où les effets des perturbations sont fortement marqués : les populations de dépositivores dominent nettement. Les zones de récif frangeant apportent une information complémentaire moins riche. Enfin, les aires inféodées au récif barrière ne sont pas adaptées à la mise en évidence des perturbations anthropiques telles qu'elles apparaissent sur l'île de Tahiti.

Sous l'influence de perturbations anthropiques croissantes, affectant les systèmes benthiques sous la forme d'apports particuliers organiques et inorganiques (particules fines), les variables S, A et B ainsi que la structure trophique, reflètent une succession d'effets contraires, au niveau des communautés. Dans un premier temps, une levée de la limitation nutritive affectant l'écosystème non perturbé permet un accroissement parallèle des valeurs des trois variables et une complexité de la structure trophique. L'effet anthropique continu provoque ensuite une surcharge particulière qui réduit les valeurs des variables S, A, B et simplifie la structure trophique en favorisant les organismes dépositivores. La réflexion finale sur la dynamique des écosystèmes favorise l'hypothèse « intermediate disturbance ». Ces résultats en milieu tropical possèdent une forte affinité avec ceux traduits par les schémas de fonctionnement des milieux perturbés établis pour la zone tempérée (Pearson et Rosenberg, 1978). Les polychètes et, dans une moindre mesure, les mollusques sont de bons indicateurs des perturbations des milieux côtiers. L'espèce *Dasybranchus* sp.1 (Polychaeta : Capitellidae) peut être définie comme espèce indicatrice de perturbations anthropiques. Le schéma de fonctionnement établi permet aussi la mise au point d'un outil de diagnostic de l'état de santé des écosystèmes lagonaires, surtout basé sur des indices liés à la présence de polychètes Chaetopteridae et Capitellidae dans les chenaux et récifs frangeants.

Finalement les lagons de l'île de Tahiti apparaissent perturbés, soit par action naturelle sous forme d'apports terrigènes, soit par action anthropique, sous forme d'apports particuliers variés. Dans la station du port, fortement perturbée, le stade extrême de l'eutrophisation n'est pas atteint, repoussé essentiellement par l'activité de bioturbation de décapodes.

Mots-clés : perturbations anthropiques, communautés, polychètes, diversité, sédiments, apports terrigènes.

ABSTRACT

Tahiti island is amongst tropical ecosystems subject to increasing anthropisation. Although of cultural and economical importance to human populations, the reef complex is quite poorly known, especially when dealing with soft bottom substrata. This study aims, on the one hand to identify taxa of benthic communities in lagoon sediments and to describe the community structure, on the other hand, to highlight functioning patterns, including effects due to anthropic disturbances. Comparison with either environmental variables of sediments (essentially organic matter rates, grain size and pelitic fraction, chlorophyll a and phaeopigments rates) or variables related to the macrobenthos (taxonomic richness S, abundance A, biomass B and trophic type) leads to identification of the nature and the intensity of disturbances.

Channels in lagoon ecosystems appear to be settling areas where disturbance impacts are pronounced : deposit feeder populations exhibit a clear dominance. Fringing reef areas bring further information. At least, areas related to the barrier reef do not fit to assess disturbances such as they arise over Tahitian lagoons.

S, A, B variables and trophic structure are influenced by increasing anthropic disturbances, which affect the system as organic and inorganic (pelitic fraction) particles. The defined variables reveal succession of opposite effects at the community level. First, with food limitation release — as food disponibility has proved to be restricted in non disturbed areas — the values for S, A, and B similarly increase, the trophic structure becomes complex. Steady anthropic stress induces particulate overload that reduces S, A, B values and simplify trophic structure with facilitation for deposit feeding organisms. Conclusions about the ecosystem dynamics give more influence to the intermediate disturbance hypothesis. These results for tropical area show some similarities with those given by the functioning models for disturbed temperate areas (Pearson & Rosenberg, 1978). Polychaetes and, to a lesser extent, molluscs are good indicators for disturbances in coastal systems. The *Dasybranchus* sp.1 (Polychaeta: Capitellidae) should be used as indicator species for anthropic perturbations. A diagnosis tool used for assessment of the state of health in lagoon ecosystems is derived from understanding of functioning patterns. The assessment is principally based on indices relating Chaetopterid and Capitellid presence in channels and fringing reefs.

In conclusion, lagoons of Tahiti island appear to be disturbed, either by natural impacts due to terrigenous inputs or by anthropic effects mainly as various particulate inputs. In the harbour of Papeete, disturbance is strong but bioturbation by decapods activity prevents setting up of extreme stages of eutrophication.

Key-words : anthropic disturbances, communities, polychaetes, diversity, sediments, terrigenous inputs.

TABLE DES MATIÈRES

TABLE DES MATIÈRES

<i>Introduction</i>	<i>9</i>
<i>1. CONSIDÉRATIONS SUR LES ÉCOSYSTÈMES ET LEURS PERTURBATIONS. 12</i>	
1.1. CONNAISSANCE DES ÉCOSYSTÈMES BENTHIQUES CÔTIERS TROPICAUX .13	
1.1.1. Définitions et objets de l'étude.....	13
1.1.2. Structure des communautés.....	13
1.2. PERTURBATIONS DES COMMUNAUTÉS.....14	
1.2.1. Principe.....	14
1.2.1.1. Définition	14
1.2.1.2. Théories actuelles	15
1.2.2. Modalités des perturbations.....	16
1.2.2.1. Naturelles.....	16
1.2.2.2. Anthropiques	17
1.2.3. Rôle de la faune dans la mise en évidence des perturbations des écosystèmes.....	18
<i>2. CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DE L'ÎLE DE TAHITI, SITE D'ÉTUDE 20</i>	
2.1. GÉOGRAPHIE.....21	
2.2. GÉOMORPHOLOGIE ET PÉDOLOGIE.....21	
2.2.1. Système terrestre	21
2.2.2. Système lagunaire.....	24
2.3. CLIMATOLOGIE.....26	
2.3.1. Pluviométrie et hydrologie	26
2.3.2. Vents.....	28
2.3.3. Houles.....	28
2.3.4. Marées	29
2.4. CARACTÉRISTIQUES ANTHROPIQUES.....29	
<i>3. MATÉRIEL ET MÉTHODES..... 32</i>	
3.1. GÉNÉRALITÉS SUR L'ÉCHANTILLONNAGE33	
3.1.1. Principe.....	33
3.1.2. Hétérogénéité du milieu	34
3.1.3. Choix de la technique de prélèvement.....	34
3.1.4. Choix de la taille de l'engin.....	35
3.1.5. Conséquences	35
3.2. MODALITÉS DE L'ÉCHANTILLONNAGE36	
3.2.1. Points de prélèvement : méthode et terminologie.....	36
3.2.1.1. Critères d'anthropisation : choix des zones	36
3.2.1.2. Critères géomorphologiques : choix des stations	38
3.2.1.3. Aspects pratiques.....	39
3.2.1.4. Caractéristiques diverses des stations.....	39
3.2.1.5. Terminologie	40
3.2.2. Périodicité des prélèvements	41
3.2.3. Faune du sédiment.....	42
3.2.3.1. Grande macrofaune	42
3.2.3.2. Petite Macrofaune.....	43
3.2.3.3. Très grande macrofaune ou mégafaune.....	43
3.2.4. Traces de bioturbation	43

3.2.5. Microphytes, macrophytes et coraux	43
3.2.6. Bactéries	44
3.2.7. Paramètres physico-chimiques	44
3.2.7.1. Granulométrie	44
3.2.7.2. Potentiel d'oxydo-réduction des sédiments	44
3.2.7.3. Autres variables	45
3.3. TRAITEMENT	45
3.3.1. Faune du sédiment	45
3.3.1.1. Tri et conservation	45
3.3.1.2. Analyse	47
3.3.2. Traces de bioturbation	51
3.3.3. Peuplements de macrophytes et coraux	52
3.3.4. Peuplements bactériens	52
3.3.4.1. Dénombrement bactérien	52
3.3.4.2. Mesure de la production de biomasse bactérienne	53
3.3.5. Paramètres physico-chimiques	54
3.3.5.1. Granulométrie	54
3.3.5.2. Potentiel d'oxydoréduction des sédiments	54
3.3.5.3. Autres variables	55
3.4. SCHÉMA DE SYNTHÈSE DES PHASES D'ÉCHANTILLONNAGE ET ANALYSE (FAUNE)	56
3.5. COMMENTAIRES SUR L'ÉCHANTILLONNAGE DE LA FAUNE	58
3.5.1. Biais	58
3.5.2. Précision	59
4. RÉSULTATS ET DISCUSSIONS	61
4.1. ENVIRONNEMENT GÉNÉRAL	62
4.1.1. Résultats	62
4.1.1.1. Nature du substrat et granulométrie	62
4.1.1.2. Potentiel d'oxydoréduction	67
4.1.1.3. Chlorophylle a et pigments dégradés	70
4.1.1.4. Carbone phytobenthique	73
4.1.1.5. Particules fines (<63 µm)	73
4.1.1.6. Matière organique	76
4.1.2. Variations saisonnières des facteurs environnementaux	78
4.1.3. Bilan des caractéristiques sédimentaires	79
4.1.3.1. Liens entre les variables	79
4.1.3.2. Ordination des stations	80
4.1.4. Synthèse	82
4.1.4.1. Origine et cheminement des apports particuliers	82
4.1.4.2. Qualité des apports	82
4.1.4.3. Classification des stations	84
4.2. PEUPLEMENTS DE BACTÉRIES, MICROPHYTES, MACROPHYTES ET CORAUX	85
4.2.1. Microphytes	85
4.2.2. Bactéries	86
4.2.2.1. Abondance	86
4.2.2.2. Production de biomasse	87
4.2.2.3. Corrélations avec des facteurs environnementaux	88
4.2.2.4. Fonctionnement des communautés bactériennes	89
4.2.3. Macrophytes	91
4.2.3.1. Sur substrat meuble	91
4.2.3.2. Sur substrat dur	91
4.2.3.3. Bilan	94
4.2.4. Coraux	94

4.3. PEUPLEMENTS DE MACROFAUNE.....	97
4.3.1. Variations saisonnières de variables relatives à la faune.....	97
4.3.2. Biodiversité de la macrofaune.....	98
4.3.2.1. Richesse taxonomique.....	98
4.3.2.2. Diversité taxonomique : approche quantitative.....	104
4.3.2.3. Synthèse.....	112
4.3.3. Densités.....	113
4.3.3.1. Approche globale.....	113
4.3.3.2. Approche par groupe taxonomique.....	116
4.3.4. Biomasses.....	119
4.3.4.1. Approche globale.....	119
4.3.4.2. Approche par groupe taxonomique.....	123
4.3.5. Production.....	126
4.3.6. Régimes trophiques.....	128
4.3.6.1. Approche globale.....	128
4.3.6.2. Approche par groupe taxonomique.....	130
4.3.7. Synthèse sur les variables relatives à la faune.....	132
4.3.7.1. Résumé des résultats acquis à propos des variables relatives à la faune.....	132
4.3.7.2. Comparaison des valeurs d'abondance et biomasse avec celles de la littérature.....	132
 5. SYNTHÈSE GÉNÉRALE.....	 134
5.1. ÉVOLUTION DE LA STRUCTURE DES COMMUNAUTÉS MACROBENTHIQUES FACE AUX PERTURBATIONS ANTHROPIQUES.....	 135
5.1.1. Intégration des facteurs biotiques et environnementaux pour une caractérisation des stations...135	
5.1.2. Succession spatio-temporelle des groupes trophiques.....138	
5.1.3. Définition finale du gradient des perturbations anthropiques et outils de perception.....140	
5.2. OUTIL DE DIAGNOSTIC DES ÉCOSYSTÈMES LAGONAIRES.....	143
5.3. COMPARAISONS AVEC LES RÉSULTATS OBTENUS EN MILIEUX TEMPÉRÉS PERTURBÉS : MODÈLES DE PEARSON ET ROSENBERG (1978) ET HILY (1984) ..	146
5.3.1. Particularité des variables relatives à la faune dans l'écosystème benthique tahitien.....146	
5.3.2. Conséquence sur les comparaisons avec les milieux tempérés perturbés.....147	
5.3.2.1. Utilisation de l'ensemble des communautés de la macrofaune, niveau d'organisation supérieur.....147	
5.3.2.2. Utilisation d'espèces indicatrices, niveau d'organisation inférieur.....149	
5.3.2.3. Utilisation de niveaux d'organisation intermédiaires.....150	
5.4. AGENTS DE LA DYNAMIQUE DES COMMUNAUTÉS DE L'ÉCOSYSTÈME BENTHIQUE DE TAHITI.....	 153
5.4.1. Mouvement des sédiments et des particules diverses : effets sur la distribution des communautés153	
5.4.2. Distribution de la petite macrofaune et considérations sur la taille de la faune benthique tropicale156	
5.4.3. Recrutement.....157	
5.4.4. Présence de macrophytes.....157	
5.4.5. Rôle des saisons dans la perception des perturbations anthropiques.....159	
5.4.6. Limitation de la disponibilité nutritive.....159	
5.5. QUELLES HYPOTHÈSES DE FONCTIONNEMENT S'APPLIQUENT A CET ÉCOSYSTÈME TROPICAL ?	 161
 Conclusion	 164
 Références bibliographiques	 167
 Publications et communications	 181

Listes, tableaux figures et annexes 182

ANNEXE 1 —. *Granulométrie des sédiments : courbes des fréquences cumulées et histogrammes des masses par classe granulométrique. GR = granule ; STG = sable très grossier ; SG = sable grossier ; SM = sable moyen ; SF = sable fin ; STF = sable très fin ; VA = vase.191*

ANNEXE 2 —. *Valeurs granulométriques brutes. Pour chaque station la première ligne représente le poids en grammes, la seconde le pourcentage (du poids total) correspondant. GL = galets ; GR = granule ; STG = sable très grossier ; SG = sable grossier ; SM = sable moyen ; SF = sable fin ; STF = sable très fin ; VA = vase.....192*

ANNEXE 3 —. *Récapitulatif des données d'abondance et de production bactérienne utilisées dans les régressions. Cell = cellule.....194*

ANNEXE 4 —. *Liste des taxons supérieurs observés dans les échantillons de sédiment, et acronymes correspondants (en gras) utilisés dans le texte.195*

ANNEXE 5 —. *Inventaire des espèces et autres taxons récoltés par la technique du carottage, toutes campagnes et station confondues. La signification des acronymes est précisée dans l'annexe précédente. Le régime trophique affecté au taxon est précisé dans la dernière colonne.196*

ANNEXE 6 —. *Contribution des taxons à la diversité de chaque station. Seuls les seuils supérieurs à 5 % sont représentés.203*

INTRODUCTION

INTRODUCTION

Une des principales tâches actuelles des écologues est de mesurer et prévoir les effets de l'activité humaine sur l'environnement (Keough et Quinn, 1991) afin de mieux gérer le développement économique. La réflexion sur les méthodes ou la mise au point de techniques simples destinées à identifier et quantifier ces effets font l'objet de nombreuses publications (Warwick, 1986 ; Kingston et Riddle, 1989 ; Diaz, 1992 ; Wilson, 1994 ; Wilson et Jeffrey, 1994 ; Elias et Bremec, 1994 ; Ferraro *et al.*, 1994 ; Ferraro et Cole, 1990, 1995 ; James *et al.*, 1995), traduisant une nouvelle relation entre écologie benthique et économie : la démarche scientifique mise en œuvre doit répondre aux critères de rendement financier fixés par les décideurs politiques (Augereau et Le Hir, 1996) ; actuellement l'aspect fondamental de la recherche peut rarement être la seule orientation d'une étude, la part appliquée prenant une place prépondérante. Les recherches sur le benthos de la zone tropicale sont peu nombreuses comparées à celles des milieux tempérés (Alongi, 1990 ; voir Pearson et Rosenberg, 1978, pour une revue des études en milieu tempéré). Dans le Pacifique, les principaux pôles de la recherche sont représentés par des équipes américaines aux îles Hawaii ou Guam, des équipes australiennes sur la Grande barrière, et des équipes françaises basées en Nouvelle-Calédonie ou Polynésie française.

En Polynésie française la faune et la flore benthiques sont étudiées à partir de 1965, principalement pour inventorier le benthos de divers atolls. Les atolls des Tuamotu ont vu le passage ponctuel d'équipes de recherche. Certains comme Tikehau où s'est implantée une antenne de l'ORSTOM en 1983, ou Moruroa étudié par des scientifiques de l'ancien Service mixte de contrôle biologique (SMCB), sont aujourd'hui mieux connus. Malgré cela les connaissances acquises restent maigres (Hutchings *et al.*, 1994). Récemment des intérêts économiques liés à l'exploitation de l'huître perlière, ou encore le développement de l'Université, ont accru cet effort de recherche. Avec l'installation de l'antenne de l'Ecole pratique des hautes études (EPHE) en 1971, les recherches se sont notamment développées sur la radiale de Tiahura, dans l'île haute de Moorea (quatre cents travaux en tous genres sont publiés entre 1971 et 1986 dans le cadre de l'antenne, soit l'essentiel des publications sur la Polynésie française). A l'exception de la radiale de Tiahura, les îles hautes ont fait l'objet de très peu de publications dans la littérature internationale sur l'écologie. Le cas des substrats meubles a souvent été éludé. Les effets des activités anthropiques n'ont été abordés que par une série d'études ponctuelles, généralement de type étude d'impact, et réalisées essentiellement par l'EPHE (Ricard, 1980 ; Salvat *et al.*, 1979, 1991 ; Adjeroud et Cadoret, 1994 ; Chancerelle et Delesalle, 1994) ou le Laboratoire d'étude et de surveillance de l'environnement LESE, (Nardi *et al.*, 1983 ; Larramendy et Nardi, 1983 ; Nardi, 1989a ; Langomazino *et al.*, 1992), dans le cadre de conventions avec des organismes locaux (Port autonome de Papeete, bureaux d'étude, *etc.*) : la plupart de ces études citées concernent le Port de Papeete. La diffusion de ces travaux est restreinte. Dans l'île de Tahiti l'essentiel des observations portent donc sur les lagons de la zone portuaire. Un travail de thèse récent, orienté vers la mise en évidence de pollutions au travers de composants biologiques, traite notamment de l'usage de bioindicateurs (Mytilidae) dans le port de Papeete (Bourdalin, 1994). A une échelle plus vaste et avec le même objectif de mise en évidence des perturbations, le Territoire a mis en place en 1987 un réseau d'observation du milieu lagonaire (Réseau territorial d'observation) qui se traduit par le suivi périodique d'un ensemble de stations situées dans les lagons ceinturant l'île de Tahiti : les variables étudiées sont notamment le taux de couverture corallienne, la densité des populations de poissons ou encore la teneur en sels nutritifs. Cependant diverses difficultés techniques n'ont pas permis d'exploiter correctement cet instrument.

L'étude présentée ici apparaît donc comme novatrice à la fois par le compartiment étudié — le benthos de substrat meuble — et par la relation qu'elle établit entre l'écosystème benthique et les effets de l'activité anthropique. Les activités humaines se développent rapidement à Tahiti mais la connaissance sur la nature et l'intensité des atteintes au complexe récifal demeure peu

développée. La seule analyse disponible est l'expression populaire : « le lagon est pollué ». L'étude vise donc cinq objectifs :

⇒ Décrire la structure des communautés de systèmes benthiques des fonds meubles de l'île de Tahiti.

Pour chacun des écosystèmes observés la biocoenose benthique est analysée qualitativement et quantitativement. D'une part, il s'agit de réaliser une description des éléments de la biocoenose ; une analyse taxonomique poussée jusqu'à l'espèce si possible, doit apporter des informations nouvelles sur la composition des communautés des sédiments. D'autre part, une approche quantitative complète cette information initiale en décrivant l'organisation des communautés, en termes de richesse biologique, diversité ou régime trophique.

⇒ Estimer la variabilité saisonnière des communautés étudiées.

L'identification d'éventuelles évolutions cycliques à court terme dans l'écosystème permet de distinguer l'effet naturel saisonnier sur la structure des communautés et de ne pas le confondre avec tout autre effet pouvant les affecter.

⇒ Caractériser d'éventuelles perturbations anthropiques dans chaque système.

Pour différentes variables environnementales et biotiques des comparaisons inter-systèmes sont effectuées afin de traduire les successions écologiques le long d'un gradient d'anthropisation et ainsi relier les facteurs de perturbation à la structure des communautés. Dans cette démarche, le rôle des annélides polychètes est privilégié.

⇒ Estimer, le cas échéant, l'intensité des perturbations.

Pour cela une comparaison est réalisée avec les schémas de fonctionnement établis pour les milieux tempérés ; ce sont les schémas de Pearson et Rosenberg (1978) et Hily (1984) qui sont retenus. Les premiers auteurs ont établi une synthèse de données mondiales : le schéma de synthèse établi fait office, aujourd'hui encore, de référence pour les études des milieux marins littoraux pollués. Le second, sur la base des résultats des précédents auteurs, a étudié le fonctionnement écologique de la rade de Brest et a affiné les résultats pour les milieux tempérés. Cette étape permet de comparer les schémas de fonctionnement des milieux tropical et tempéré, et de mettre en évidence les particularités des réactions des écosystèmes tropicaux.

⇒ Dégager un outil méthodologique permettant un diagnostic des écosystèmes lagunaires.

Il s'agit de définir une méthode destinée à cerner l'état de perturbation anthropique d'un écosystème. Cette méthode simple doit favoriser la prévention des dégradations anthropiques et permettre ainsi une meilleure préservation et gestion des ressources et de l'environnement. Cette démarche est donc l'illustration des constats faites en début de chapitre sur le nécessaire caractère appliqué de la recherche actuelle.

Ce document est organisé en cinq parties. Dans une première partie la notion d'écosystème est définie et le concept de perturbation est discuté ; les diverses hypothèses théoriques sur les écosystèmes sont exposées synthétiquement pour situer les connaissances actuelles sur le fonctionnement des écosystèmes. En deuxième partie le contexte environnemental, naturel et anthropique, du site d'étude est décrit, afin de cerner certaines caractéristiques nécessaires à la compréhension du fonctionnement de l'écosystème lagunaire. La troisième partie est consacrée à la définition des matériels et méthodes mis en oeuvre, parmi lesquelles figurent les modalités du choix des sites. La quatrième partie présente les résultats concernant les variables environnementales (matière organique, granulométrie, redox, chlorophylle a et phaeopigments) et ceux concernant les variables relatives à la faune (richesse, abondance, biomasse et régimes trophiques). Ils sont analysés successivement pour mettre en évidence la structure des peuplements de l'écosystème

lagonaire. Une synthèse finale, apportant les réponses aux objectifs fixés, est l'objet de la cinquième et dernière partie. L'interprétation des résultats exposés permet de comprendre le fonctionnement des communautés benthiques des sédiments face aux perturbations anthropiques et de dégager un outil de diagnostic ; dans cette même partie une comparaison avec d'autres écosystèmes est réalisée.

1. CONSIDÉRATIONS SUR LES ÉCOSYSTÈMES ET LEURS PERTURBATIONS

1.1. CONNAISSANCE DES ÉCOSYSTÈMES BENTHIQUES CÔTIERS TROPICAUX

1.1.1. Définitions et objets de l'étude

L'écosystème peut être défini comme un « système d'interactions complexes des espèces entre elles et entre celles-ci et le milieu » (Frontier et Pichod-Viale, 1993). La notion d'écosystème englobant diverses échelles d'observation, il est important de définir celle à laquelle il est fait référence. Cette étude concerne cinq zones, situées sur la ceinture littorale : chacune constitue un écosystème, en relation avec d'autres écosystèmes terrestres ou océaniques. Pourtant l'île entière, isolée et entourée par l'océan, constitue également un écosystème, dans un nouveau référentiel. Les échelles sont donc imbriquées et dépendent du niveau d'intégration souhaité ainsi que de critères pratiques (Frontier et Pichod-Viale, 1993). Nous parlerons généralement de l'écosystème (benthique) lagunaire de Tahiti pour représenter l'ensemble environnemental (biotope et biocoenose benthique) du complexe récifal et des sous-systèmes pour représenter les zones d'étude¹. Une partie de la biocoenose benthique, la macrofaune de substrat meuble, est principalement étudiée et les résultats acquis doivent permettre de comprendre, par inférence, le fonctionnement de chaque sous-système et, par généralisation, celui de l'écosystème lagunaire. Auparavant, les principales caractéristiques environnementales sont étudiées afin de décrire et comprendre le biotope dans lequel sont établis ces composants de la biocoenose. La macrofaune est constituée d'un ensemble de communautés, qui sont des collections d'organismes en interaction appartenant à toutes les positions trophiques et apparaissant dans un habitat donné (Menge et Sutherland, 1976 ; Drake, 1990). Elles sont parfois appelées indifféremment peuplements ou biocoenoses (Frontier et Pichod-Viale, 1993), chacune constituant un ensemble de populations habitant le même biotope.

1.1.2. Structure des communautés

Les communautés sont structurées par des relations de compétition et prédation. Deux hypothèses principales sont encore débattues aujourd'hui (Karlson et Hurd, 1993) :

- ⇒ la première (« predation hypothesis ») stipule que la diversité élevée est maintenue par les effets de la prédation qui empêchent le monopole de la ressource (espace ou nourriture) par les compétiteurs dominants ;
- ⇒ la seconde (« competition hypothesis ») établit que les communautés hautement diversifiées apparaissent dans des environnements stables à long-terme et résultent d'une diversification des niches, due à la compétition.

Le concept de niche écologique est aussi sujet à polémique. Nous retiendrons l'analyse de Frontier et Pichod-Viale (1993) qui privilégie la définition d'Odum : la niche d'une espèce est son rôle dans l'écosystème.

Menge et Sutherland (1976) pensent que les deux hypothèses sont complémentaires et agissent à des niveaux trophiques différents : la compétition agit de façon prépondérante sur les niveaux trophiques élevés alors que la prédation agit plutôt sur des niveaux trophiques inférieurs. Par conséquent, selon les mêmes auteurs, dans les communautés trophiquement complexes la prédation domine.

¹ La terminologie utilisée fait l'objet d'un point particulier dans le chapitre consacré aux matériels et méthodes.

Les facteurs environnementaux (salinité, hydrodynamisme, type de sédiment, *etc.*), sont aussi responsables de la structure des communautés qu'ils soient naturels ou dus à l'activité humaine (Warwick, 1993). Ces modifications des communautés apparaissent liées aux changements environnementaux. Elles sont réalisées selon deux modalités : soit par modification brusque des communautés (hypothèse biocoenotique), soit par modification progressive (hypothèse du continuum).

Dans l'évolution des communautés, les processus de succession (remplacement des espèces dans le temps) jouent un grand rôle, parfois majeur (Grigg, 1983). Ils sont classés en trois types selon les effets des espèces colonisant un nouveau substrat : ce sont les modèles de facilitation, tolérance et inhibition (Connell et Slatyer, 1977). Pour le premier, les espèces colonisatrices modifient l'environnement et favorisent ainsi l'établissement de nouvelles espèces ; dans le cas du modèle de tolérance, les formes pionnières n'influencent pas l'établissement d'autres espèces, elles sont peu à peu éliminées par les nouvelles venues, qui sont plus tolérantes vis à vis de la ressource réduite ; enfin le modèle d'inhibition suggère que les espèces pionnières inhibent le recrutement ou la croissance d'autres espèces. Dans les deux premiers modèles la compétition interspécifique provoque la disparition des espèces pionnières alors que dans le troisième modèle la disparition de celles-ci est provoquée par la prédation ou des perturbations diverses.

La structure des communautés est perçue au travers de nombreux paramètres : composition spécifique, régularité (evenness), diversité, biomasse, niveaux trophiques et espèces indicatrices (Diaz, 1992) : certains de ces termes sont expliqués dans le chapitre traitant des matériels et méthodes. Ces paramètres sont utilisés dans le présent travail. La notion d'espèce indicatrice est détaillée dans la section 1.2.3. Les modifications dans la structure des communautés sont utilisées pour rendre compte des effets anthropiques sur les écosystèmes (Warwick, 1993).

1.2. PERTURBATIONS DES COMMUNAUTÉS

1.2.1. Principe

1.2.1.1. Définition

Pickett et White (1985) définissent la perturbation en ces termes : «... any relatively discrete event in time that disrupts ecosystem, community structure, or population structure and changes substrate availability or the physical environment ». Cette définition a l'inconvénient de rester floue sur la notion de désorganisation (« disrupts »). Aussi elle peut être complétée par la définition de Van der Maarel (1993) : «... process leading to the release of resources which can either be used by the organisms surviving the disturbance or by new ones entering the community ». Les transferts de biomasse sont implicites dans cette définition. Dans le même ordre d'idées, la notion de stress simple est parfois évoquée : elle est définie par Grigg et Dollar (1990) comme le degré de mortalité, à court ou long-terme, d'espèces ou groupes d'espèces d'un écosystème, causé par des processus anthropiques ou naturels ; mais aussi comme la fréquence à laquelle les conditions environnementales physiques approchent ou dépassent les limites de la tolérance physiologique d'un organisme (Menge et Sutherland, 1976) ; ou encore comme une perturbation extérieure dépassant les capacités de résistance et de régulation de l'écosystème (Frontier et Pichod-Viale, 1993). Nous préférons le terme de perturbation.

La pollution définie par le « Group of Experts on the Scientific Aspects of Marine Pollution » (GESAMP) de l'UNESCO comme « the introduction by man, directly or indirectly, of substances or energy into the marine environment resulting in such deleterious effects as harm to living resources, hazard to human health, hindrance to marine activities including fishing,

impairment of quality for use of sea water and reduction of amenities » est donc un cas particulier de perturbation.

En détaillant l'analyse, deux types de perturbations agissent sur les systèmes (Keough et Quinn, 1991) :

- ⇒ les « pulse disturbances » que l'on pourrait traduire par perturbations saccadées, et qui correspondent à des perturbations soudaines, non prolongées dans le temps ;
- ⇒ les « stress disturbances » ou perturbations persistantes, qui sont des modifications se maintenant dans le temps. Les deux types peuvent se combiner.

1.2.1.2. Théories actuelles

La notion de perturbation est incontestablement liée à celle de la stabilité des écosystèmes. Ce concept englobe quatre aspects : la constance (liée à la composition spécifique et les caractéristiques de la structure), la persistance (survie des populations sur une certaine période), l'inertie (capacité du système à récupérer après perturbation et vitesse à laquelle s'effectue cette récupération) et résilience (stabilité de composition du système). Ces éléments sont dépendants des perturbations, de leurs échelles spatiale et temporelle ainsi que de leur intensité. Ainsi, les perturbations ne sont pas forcément considérées comme des interruptions de succession des communautés mais bien comme des facteurs nécessaires à la réalisation des successions dans l'écosystème (Van der Maarel, 1993 ; Karlson et Hurd, 1993). La stabilité dépend de la diversité dans le système : les perturbations, en affectant cette diversité, modifient les conditions de la stabilité. Deux modèles sont encore discutés : l'équilibre et le non-équilibre des communautés (voir synthèse de Connell, 1978).

Première théorie : les communautés n'atteignent que rarement, ou jamais, un état d'équilibre, et la forte diversité est la conséquence de conditions variant continuellement. Cette vision est associée à trois hypothèses :

- ⇒ la diversité est maintenue forte quand les perturbations sont intermédiaires (« intermediate disturbance ») ;
- ⇒ les capacités des différentes espèces se valent en matière de colonisation et résistance au stress environnemental (« equal chance ») ;
- ⇒ les modifications environnementales progressives qui altèrent les capacités de compétition apparaissent à des taux suffisamment élevés pour que les processus d'élimination par compétition soient rares ou inexistantes (« gradual change »).

La deuxième théorie prône que la composition spécifique des communautés est généralement en équilibre. Après perturbation le système retourne à cet état d'équilibre. Les hypothèses corrélées à cette théorie sont les suivantes :

- ⇒ à l'équilibre chaque espèce est adaptée pour l'exploitation optimale d'une subdivision donnée de l'habitat ; la diversification est fonction des potentialités d'habitat et du degré de spécialisation de l'espèce à une partie de ces potentialités (« niche diversification ») ;
- ⇒ à l'équilibre chaque espèce utilise des mécanismes interactifs qui la font dominer certains compétiteurs mais la laisse être dominée par d'autres (« circular network ») ;
- ⇒ la mortalité due à des causes autres que la compétition affecte surtout l'espèce qui a la plus grande capacité de compétition (« compensatory mortality »).

A propos des perturbations, l'hypothèse de perturbation intermédiaire (« intermediate disturbance hypothesis ») est communément admise et est adaptée aux environnements coralliens (Connell, 1978 ; Grigg et Dollar, 1990). Ces écosystèmes lagunaires sont souvent considérés comme instables (Rogers, 1993) mais ont une forte inertie, selon le sens défini précédemment, (Grassle, 1973 ; Grigg et Dollar, 1990 ; Jokiel *et al.*, 1993), bien que dans de nombreux cas d'écosystèmes, la fréquence des perturbations et le taux de changements environnementaux sont plus rapides que le taux de récupération de l'écosystème (Connell, 1978). Le modèle de succession basé sur l'inhibition, vu dans la section précédente, est donc souvent retenu dans l'explication des successions en milieu marin. En pratique les trois modèles sont applicables selon les cas (Hily et Glémarec, 1990 ; Rogers, 1993).

En conclusion sur les perturbations, il apparaît que l'hypothèse de perturbation intermédiaire s'applique *a priori* aux environnements lagunaires tels qu'ils se présentent dans l'île de Tahiti et la nature des perturbations, « pulse » ou « stress », leur intensité, peuvent avoir des effets aussi bien positifs que négatifs sur la diversité des écosystèmes, selon leur histoire (Hughes, 1989). La notion de perturbation ne revêt donc pas uniquement un aspect négatif, vis à vis de l'évolution de l'écosystème, et nécessite de préciser les échelles spatiale et temporelle considérées (Grigg, 1983). Les effets de l'activité humaine sur les écosystèmes lagunaires sont récents et ont, pour le moment, une intensité grandissante. Leur étude permet de connaître la réaction des écosystèmes face à ce nouveau facteur et donc d'assurer une gestion des effets anthropiques (création de réserves, ...) ou même une gestion directe de l'écosystème (transplantations de coraux, destruction d'espèces envahissantes, ...) afin de maintenir un patrimoine et surtout un agent économique nécessaire au développement des populations humaines liées à cet écosystème (Hatcher *et al.*, 1989).

1.2.2. Modalités des perturbations

1.2.2.1. Naturelles

Divers phénomènes naturels peuvent être à l'origine de modifications importantes dans les écosystèmes (Pearson, 1981). Ils ont généralement un caractère apériodique et un aspect catastrophique : l'action perturbante (type pulse) est d'intensité suffisamment élevée pour ne pas être absorbée immédiatement par les fluctuations propres de l'écosystème, mais cette perturbation initiale est limitée dans le temps. Ces modifications peuvent concerner l'écosystème en tout ou partie (par exemple des effets cycloniques atteignant la côte exposée). En milieu tropical, ce sont des phénomènes physiques perceptibles : activité volcanique, activité tellurique et houle associée, sédimentation massive, catastrophes (dans le sens d'un événement assez exceptionnel) climatiques, à effets directs ou indirects, comme les effets de cyclones décrits plus bas, *etc.* Ce sont aussi des phénomènes biologiques dus à des modifications environnementales variées et parfois imperceptibles directement : marées rouges et blooms d'algues diverses (Harris et Fichez, 1995), pullulations parfois encore inexplicables de certaines espèces, — voir pour l'île de Moorea, Faure (1989) à propos de dégradations par *Acanthaster planci* — ou des phénomènes tout aussi complexes, tel le blanchissement des coraux récemment étudié et apparemment lié à des effets climatiques d'élévation de la température de l'eau (Salvat, 1992 ; Gleason, 1993 ; Rougerie *et al.*, 1994, pour ce dernier exemple et Pearson, 1981, Hatcher *et al.*, 1989, pour une revue des perturbations naturelles).

Les phénomènes les plus spectaculaires pour l'homme restent les cyclones et dépressions tropicales fortes : ce sont des événements climatiques catastrophiques ayant lieu en saison chaude sous l'influence de températures océaniques élevées (>26 °C). Ils sont fréquents dans la partie ouest du Pacifique mais rares à l'est (quelques uns par siècle au niveau de l'archipel de la Société). Leur passage se traduit par une élévation du niveau moyen de la mer et engendre une forte houle sous l'action des vents. Les vents sont violents (>116 km/h pour un cyclone) et les pluies

abondantes, provoquant des crues. Les conséquences sont variées. Le milieu lagunaire est essentiellement affecté par les assauts de la houle, et par les apports terrigènes dus aux rivières dans le cas d'îles hautes. L'énergie développée par la houle se dissipe partiellement au contact du récif barrière mais généralement le biotope du complexe récifal se trouve fortement modifié : levées de blocs, arrachage des champs de macrophytes, destruction des scléractiniaires, déplacement ou disparition des sédiments (Harmelin-Vivien et Laboute, 1986). Parallèlement les crues modifient la morphologie des zones entourant les embouchures, par décapage des reliefs littoraux et apports de matériaux terrigènes. Cependant, de fortes crues peuvent se produire en dehors de tout épisode cyclonique, plus régulièrement : leur effets principaux sont la dessalure — qui est apparue limitée dans le temps et restreinte à une couche de surface, dans les lagons de Tahiti lors d'observations au niveau des stations d'étude — et les apports particuliers, développés par la suite. Aucun événement catastrophique majeur n'est intervenu récemment sur l'île de Tahiti, la dernière dépression tropicale forte ayant affecté l'île en décembre 1991 (Wasa). Seul un épisode de forte houle de nord a été noté en février 1994 et a affecté les lagons nord.

1.2.2.2. Anthropiques

Beaucoup d'études traitant des perturbations ne permettent pas de distinguer effets naturels et anthropiques (Grigg et Dollar, 1990 ; Warwick, 1993). Ces perturbations sont généralement de type « stress », couvrant à la fois de larges échelles spatiale et temporelle, et ayant parfois de fortes intensités. Elles résultent d'activités directement exercées sur l'écosystème lagunaire ou d'effets indirects dus aux activités terrestres. Dans les complexes récifaux, les perturbations d'origine anthropique sont donc encore plus variées que celles d'origine naturelle. Ce sont des extractions de matériaux carbonatés, des remblais vers la mer, l'exploitation intensive de certaines populations (poissons comestibles, coquillages, oursins, ...), la pratique de la pêche à la dynamite, les effets des ancrages de bateaux, le dragage de chenaux de navigation, le confinement de certaines zones par des digues ou des quais, l'échouage de navires, les essais nucléaires, *etc.*, (voir revue par Hutchings *et al.*, 1994, en ce qui concerne les lagons de Tahiti ; Grigg et Dollar, 1990, pour une revue plus générale). Alors que la pollution industrielle est plus développée dans la zone tempérée, la sédimentation côtière est souvent un problème crucial dans la zone tropicale (Grigg et Dollar, *op. cit.* ; revue de Hatcher *et al.*, 1989) : elle est due à la mauvaise gestion des sols ou à l'utilisation du complexe récifal détaillée précédemment. Un autre aspect des impacts anthropiques est représenté par les apports d'eaux usées dans l'écosystème. Pastorok et Bilyard (1985) classent les rejets d'eaux usées dans trois catégories : enrichissement en nutriments, sédimentation, toxicité. Ces thèmes sont largement traités dans la littérature mondiale (Pearson et Rosenberg, 1978 ; Bell et Gabric, 1991 ; Grigg, 1994 ; Zmarly *et al.*, 1994). Après la concrétisation du modèle de Pearson et Rosenberg (1978), les apports organiques sont apparus comme une des causes principales de modification des communautés dans l'environnement benthique côtier.

Les perturbations naturelles et anthropiques peuvent agir en synergie (Grigg et Dollar, 1990 ; Bell et Gabric, 1991 ; Rogers, 1993). Grigg et Dollar concluent que la récupération des écosystèmes lagunaires est la même, que les perturbations soient anthropiques ou naturelles. Le type de perturbation (« stress » ou « pulse ») est primordial dans la détermination du temps de recouvrement. Ils ajoutent que les écosystèmes coralliens ne sont pas plus sensibles que d'autres aux effets humains. Les perturbations d'origine humaine sont récentes sur le plan biologique et ne constituent pour l'écosystème qu'un type de perturbation supplémentaire. Cependant, les modifications induites par l'homme sont de plus en plus étudiées et gérées car elles nuisent le plus souvent aux schémas économiques mis en place sur d'autres bases écologiques : par exemple l'appauvrissement de stocks d'espèces de poissons communs, qui deviennent donc rares, fait disparaître un processus économique — la pêche lagunaire par exemple — qui doit être remplacé par un autre (pêche hauturière, importation de poisson, ou changement d'habitudes alimentaires) pour assurer la pérennité des populations humaines qui en dépendent, ce qui implique un temps

d'adaptation, un coût financier, voire une stagnation du développement des populations (exode, mortalité accrue, ...).

1.2.3. Rôle de la faune dans la mise en évidence des perturbations des écosystèmes

La mise en évidence des perturbations dans les écosystèmes lagunaires peut concerner différentes disciplines : ainsi les rôles de la biogéochimie, la chimie, la physiologie, la microbiologie et de l'écologie sont les plus développés. Les analyses réalisées sont souvent complémentaires : l'analyse chimique de la colonne d'eau voire des sédiments (métaux lourds, pesticides, ...) donne, par exemple, une information instantanée du milieu alors que l'usage de caractéristiques biogéochimiques, au travers de l'étude de carottes de sédiment apporte une information intégrée à long-terme (de l'ordre du siècle).

Basée sur un niveau d'organisation inférieur (organisme), la physiologie avec le concept de biomarqueur (McCarthy et Shugart *in* Diaz, 1992) reflète les conditions que subit l'organisme à un moment donné tandis que la structure d'un assemblage d'organismes, niveau d'organisation supérieur, traduit les conditions intégrées au cours d'une période de temps variable (Warwick, 1993). Les organismes benthiques, peu mobiles comparés à ceux vivant dans la colonne d'eau et inféodés à une aire du substrat, doivent faire face aux modifications environnementales. De façon plus détaillée, Hily (1984) prête, tant aux organismes de la macrofaune qu'aux peuplements, des rôles amplificateur, cumulateur et mémorisateur face à un polluant. L'échelle temporelle de cette intégration dépend des communautés étudiées. Il est ainsi admis que les grandes espèces de la macrofaune peuvent vivre plusieurs années, les petites espèces ont des cycles de vie plus courts (stratégies K et r), donc les échelles d'intégration se situent vraisemblablement à très court et moyen termes (de quelques semaines à quelques années).

Cependant la notion de bioindicateur ainsi abordée reste floue : Wilson (1994) établit cette remarque après avoir défini un bioindicateur comme un organisme dont la présence indique des conditions environnementales plus ou moins bien définies. Bellan (1980) définit un indicateur biologique comme « détecteur » révélant des conditions complexes et résultant généralement d'un ensemble de facteurs biotiques et abiotiques difficiles à mesurer individuellement. La notion d'espèce indicatrice est plus restrictive : c'est un indicateur d'un facteur particulier, biotique ou abiotique (surtout) au sein d'un milieu donné. Parfois d'autres distinctions sont effectuées (par exemple « espèces sentinelles » de Bellan, 1980). La présence ou l'absence d'une espèce dans un milieu fournit une information intégrée sur les réponses de l'écosystème face aux conditions environnementales, c'est-à-dire informe sur l'état de santé du système (Diaz, 1992). La synthèse réalisée par le modèle de Pearson et Rosenberg (1978) insiste sur le fait que la capacité des communautés à supporter les perturbations est due à la capacité d'adaptation des espèces. Le principe du modèle est basé sur les modifications d'abondance, biomasse et richesse spécifique de la macrofaune face à un gradient organique : un accroissement du taux de matière organique provoque une augmentation des paramètres d'abondance et biomasse (transition), suivie d'une diminution (écotone) puis par un nouveau pic des ces paramètres — très marqué pour l'abondance — corrélé à un faible nombre d'espèces, essentiellement polychètes (pic d'opportunistes). Les sédiments eutrophes sont dominés par de petites espèces, polychètes essentiellement et dépositivores de surface. Un enrichissement trop fort provoque la disparition de toute macrofaune. Il est à noter que la réduction des concentrations en oxygène suite à de tels excès de nutriments est l'aboutissement du phénomène d'eutrophisation. Ce modèle semble universel puisque les auteurs stipulent que les communautés benthiques réagissent de la même façon à la pollution organique, indépendamment de la région géographique. De plus, il constitue toujours la référence de base en ce qui concerne les effets d'enrichissement organique sur les communautés benthiques (Heip, 1995). La liste des espèces indicatrices associées au modèle est cependant limitée aux régions tempérées. Même si d'autres groupes (micro ou méiobenthos par exemple) sont adaptés à une mise

en évidence de perturbations anthropiques, la macrofaune apparaît donc comme le groupe le plus utilisé. Un des avantages de ce groupe réside dans la forte corrélation entre les divisions taxonomiques et les fonctions écologiques (Warwick, 1993 ; voir dans ce même article les avantages et inconvénients de l'usage de la macrofaune) : ces dernières, notamment au travers des groupes trophiques, étant capitales pour expliquer les réponses d'une communauté face à un enrichissement organique. Au sein de cette faune, les annélides polychètes fournissent de nombreuses espèces indicatrices, dominantes en situation d'enrichissement organique (Pearson et Rosenberg, 1978) : à ce titre l'espèce *Capitella capitata* est peut-être la plus connue.

Pourtant, la notion d'espèce indicatrice reste fortement critiquée car ces espèces généralement opportunistes peuvent répondre à n'importe quel type de perturbation, anthropique ou naturelle, (Engle *et al.*, 1994 ; Wilson et Jeffrey, 1994) et les espèces opportunistes peuvent coloniser une aire perturbée indépendamment de l'enrichissement organique (Pearson et Rosenberg, 1978). De plus, l'étude d'un seul composant de la biocoenose (une espèce ou quelques unes) peut induire des erreurs d'interprétation lors d'une inférence au reste de l'écosystème réalisée sans précautions.

La suite du document présente, en détails, l'écosystème lagunaire de l'île de Tahiti et met en évidence ses modalités de fonctionnement. Une discussion finale teste la validité des hypothèses actuellement débattues et exposées dans ce chapitre, pour cet écosystème lagunaire.

2. CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DE L'ÎLE DE TAHITI, SITE D'ÉTUDE

2.1. GÉOGRAPHIE

La Polynésie française se situe dans la partie sud de l'océan Pacifique de 7 à 28 °S et 134 à 155 °O (figure 1). Ce territoire couvre une superficie de près 5.5 millions de kilomètres carrés (3 430 km² de terres émergées) comprenant quatre archipels (Marquises, Tuamotu-Gambier, Société, Australes).

L'archipel de la Société, auquel appartient à l'île de Tahiti, se situe à environ 6 500 kilomètres de l'Australie (et plus de 11 000 km du continent asiatique) et 7 500 kilomètres du continent sud-américain. L'île de Tahiti est localisée vers 17 degrés de latitude sud et 149 degrés de longitude ouest.

2.2. GÉOMORPHOLOGIE ET PÉDOLOGIE

2.2.1. Système terrestre

L'île est probablement née du volcanisme intermittent de point chaud, actif durant l'intervalle de temps situé entre -1.35 à -0.60 million d'années. Elle est constituée de trois volcans dont les deux principaux forment l'île même, Tahiti Nui et la presqu'île, Tahiti Iti (Figure 2). La superficie totale est de 1 042 km² avec un diamètre d'environ 30 km pour Tahiti Nui.

Le relief montagneux, très développé, atteint 2 241 m d'altitude au mont Orohena ; la majeure partie de l'île est occupée par des pentes supérieures à 50%. De nombreux bassins versants rayonnants, de taille réduite, débouchent au niveau de la mer : le plus important étant celui de la vallée de la Papenoo avec 79.7 km².

Les éléments du relief sont essentiellement des basaltes ou trachytes recouverts par des sols riches en matière organique (6 à 30 %) et nutriments, mais la minéralisation y est lente. Les sols d'altitude sont soumis à l'érosion, qui l'emporte sur l'altération, et sont donc peu profonds. Les sols de la plaine ou à basse altitude sont jeunes : ce sont des accumulations de minéraux résiduels de l'érosion du basalte des sols d'altitude (argiles) ; leur texture est fine.

Les planèzes ne laissent place qu'à une plaine côtière étroite, plus importante sur la partie ouest de l'île ; cependant elle y excède rarement 1 km en largeur (maximum 1.8 km). Elle est inexistante à l'est. La plaine littorale a une double origine : d'une part l'érosion des flancs des cônes avec constitution d'une plate-forme littorale, émergée après une légère régression marine, et d'autre part l'érosion du complexe récifal.

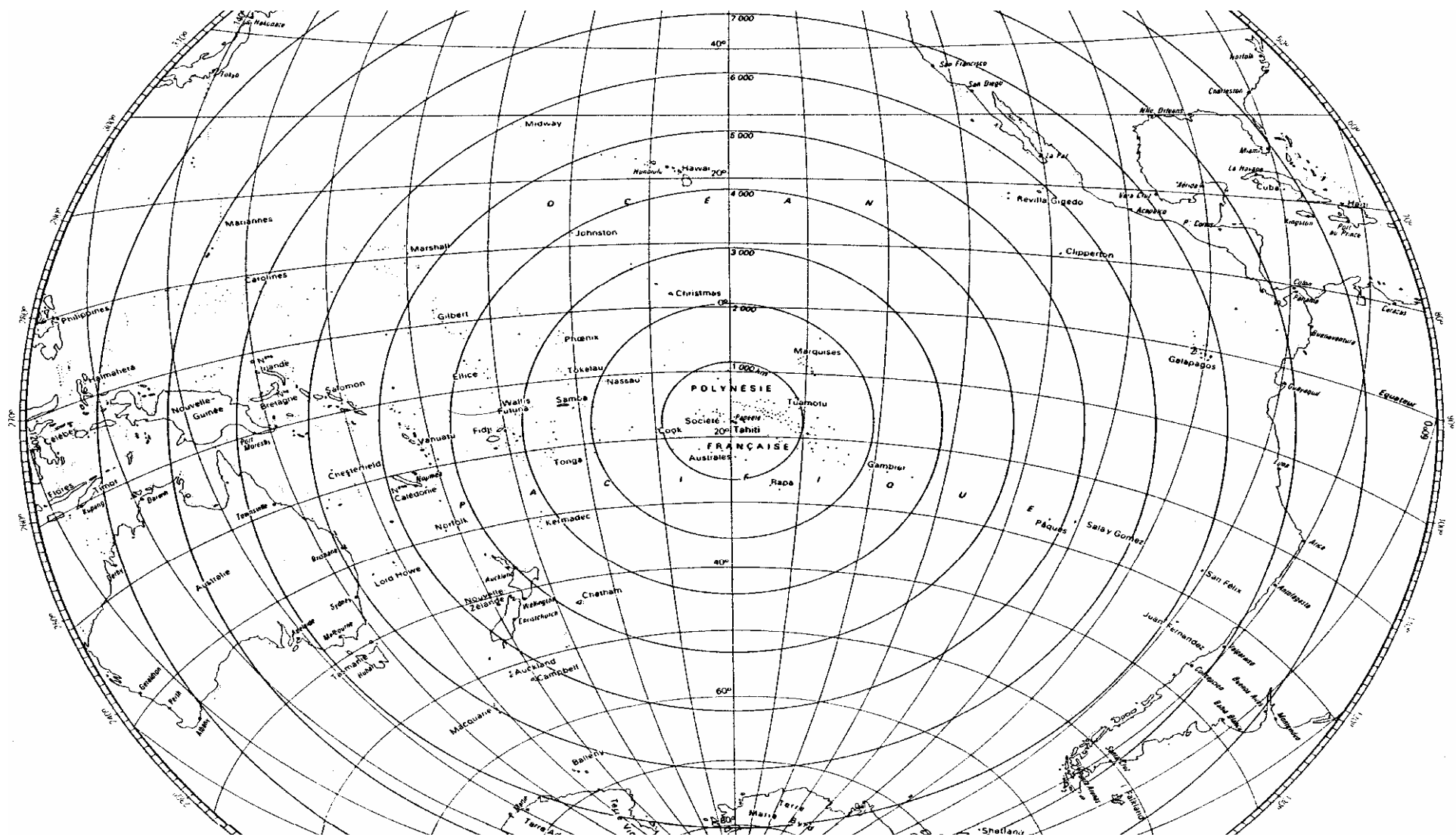


FIGURE 1 — Situation de la Polynésie française dans le Pacifique (in Atlas de la Polynésie française, ORSTOM, 1993).

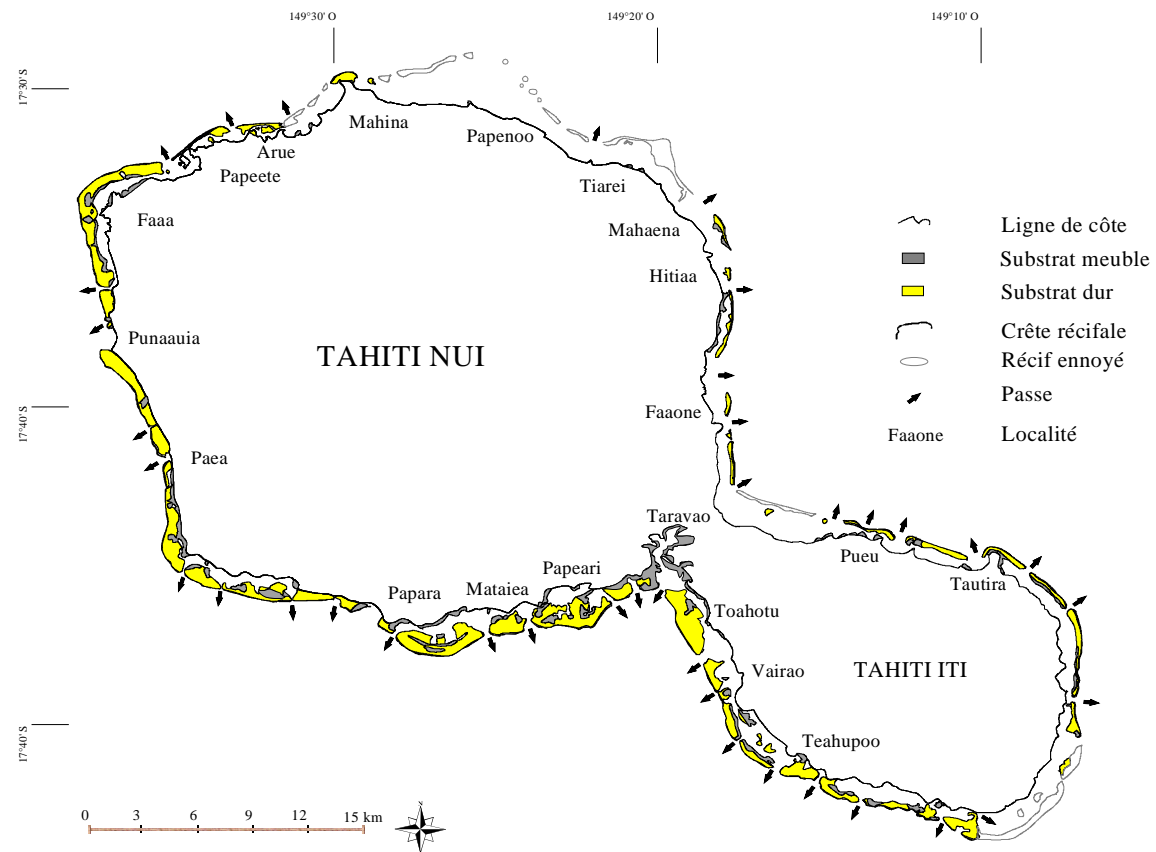


FIGURE 2 — Principales localités et caractéristiques du complexe récifal de l'île de Tahiti. La légende se situe en haut et à gauche de la figure. D'après *Atlas de la Polynésie française*, ORSTOM, 1993.

Remarques sur la formation des îles hautes et des structures récifales

Les îles hautes de l'archipel de la Société sont formées par le volcanisme de point chaud. La plaque océanique se déplace au-dessus d'un point qui dégage de la matière magmatique de façon intermittente. L'île volcanique formée se déplace avec la plaque océanique qui la supporte (environ 11.1 cm/an, au niveau des Iles du Vent). Parallèlement, des formations récifales carbonatées se développent autour du cône volcanique. Au cours du refroidissement, la masse la densité de l'ensemble croît, provoquant un enfoncement du plancher océanique (subsidence résiduelle de l'ordre de 0.25 mm par an, au niveau de l'île de Tahiti ; Bard *et al.*, 1996) et une immersion progressive de l'île (Figure 3). Ce processus conduit à la formation d'atolls.

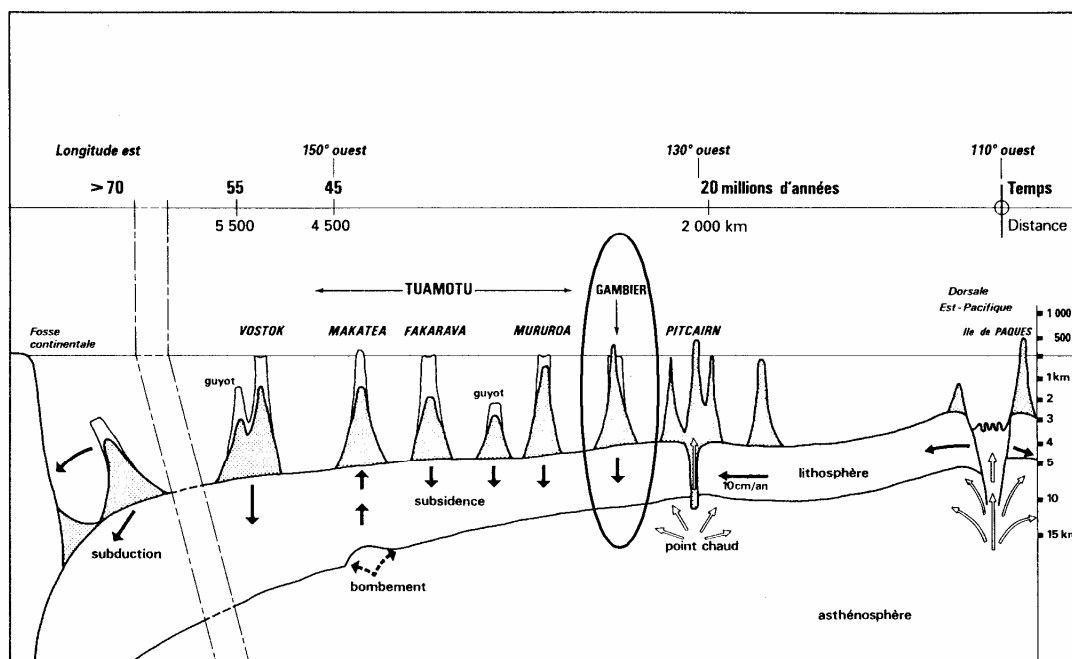


FIGURE 3 —. Exemple d'évolution géomorphologique menant à la formation d'îles hautes et atolls : le cas des Tuamotu (selon Scott & Rotondo 1983 in Laboute *et al.* 1994). Dans l'ellipse : exemple d'île haute ceinturée par un complexe récifal.

A l'échelle géologique, les algues calcaires et coraux composant la ceinture récifale croissent verticalement (de l'ordre de 1 cm par an) de façon à se maintenir dans des conditions environnementales favorables notamment en ce qui concerne la pénétration de la lumière. A terme un lagon (*sensu lato*) se forme. Sur des périodes encore plus longues, lorsque la masse basaltique se retrouve totalement immergée, la ceinture carbonatée subsiste seule formant l'atoll.

2.2.2. Système lagonaire

L'île de Tahiti est entourée d'une structure récifale irrégulière (Figure 2). L'âge récent de l'île explique la présence d'un lagon (*sensu lato*) peu développé (186 km²), excédant rarement un kilomètre de large.

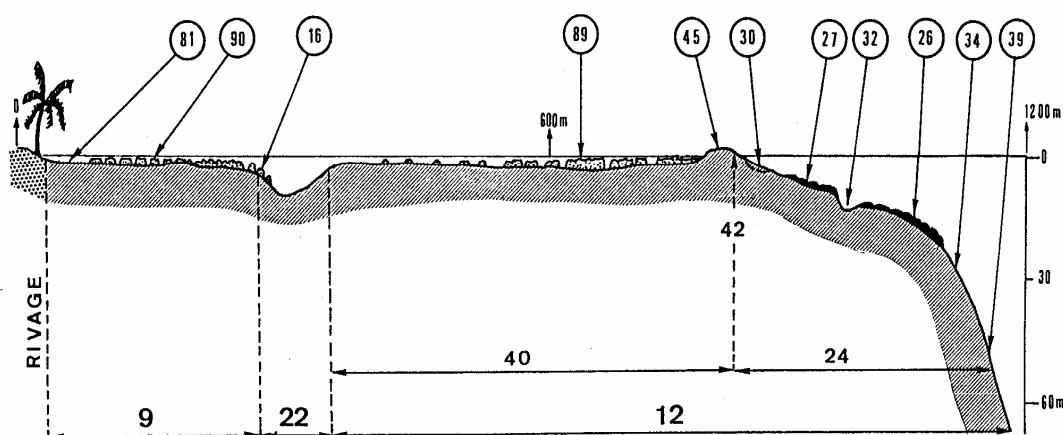
La partie nord-est de l'île est caractérisée par l'absence de récifs émergés. Plusieurs hypothèses sont formulées pour expliquer cette discontinuité localisée de la barrière récifale émergée :

⇒ du fait de la tectonique d'effondrement, l'île bascule vers le nord-ouest et ce mouvement n'est pas compensé par la croissance des coraux au nord-est ;

⇒ sur cette côte nord-est se trouvent de grandes rivières qui gênent le développement des coraux en diminuant les valeurs de la salinité à proximité des embouchures ;

⇒ l'énergie que représente la houle inhibe la croissance verticale de la barrière.

Sur le reste de la ceinture se trouvent des ouvertures communiquant avec l'océan : ce sont les passes. Elles sont généralement liées à des embouchures de rivières actuelles ou passées. Leur rôle est essentiel dans l'hydrodynamisme des lagons. La géomorphologie des structures récifales est diversifiée : Battistini *et al.* (1975) ont établi une terminologie basée sur une étude des récifs mondiaux. La structure type présente dans les systèmes récifaux de Tahiti est reproduite à la Figure 4.



— Complexe récifal d'île haute (Mooréa, récif de Tiahura). Coupe transversale schématique.

- 9 récif frangeant (fringing reef)
- 12 récif barrière (barrier reef)
- 16 massif corallien (coral head)
- 22 lagon (lagoon)
- 24 pente externe (outer slope)
- 26 éperons et sillons de pente externe (outer slope spurs and grooves)
- 27 contreforts et vallons (buttresses and valleys)
- 30 plateforme rainurée (furrowed platform)
- 32 dépression sous-éperons ou sous-contreforts (subspur or subbuttress depression)
- 34 glacis inférieur (lower sloping platform)
- 39 tombant (precipitous slope)
- 40 platier récifal (reef flat)
- 42 front récifal (reef front)
- 45 crête externe (outer biogenic ridge)
- 81 accumulation sédimentaire de platier (sandy accumulation)
- 89 platier à pâtés dispersés (reef flat with scattered coral growths)
- 90 platier à microatolls (reef flat with microatolls)

FIGURE 4 —. Terminologie d'éléments récifaux définie par Battistini *et al.* (in Battistini *et al.*, 1975).

La crête algale du récif barrière représente une séparation des milieux lagonaire et océanique : d'importants échanges d'eau et de matière peuvent cependant se produire à ce niveau. Ce sont généralement des entrées d'eau océanique à travers ou par dessus la barrière récifale, dépendantes de l'orientation et de l'intensité des houles et autres vagues. Des animaux pélagiques, plus rarement benthiques, mais surtout leur larves, peuvent aussi suivre cette voie. L'eau injectée dans l'écosystème lagonaire a un temps de résidence variable en fonction de la géomorphologie (notamment nombre et taille des passes), allant de quelques heures à plusieurs jours. En ce qui

concerne l'île de Tahiti, la configuration géomorphologique décrite précédemment permet un renouvellement rapide des masses d'eau lagonaire.

Les édifices bio-construits constituent un substrat et un habitat pour de nombreuses autres espèces marines. Des résultats très récents (Chevillon, 1996) montrent que paradoxalement le sédiment carbonaté composé de bioclastes est essentiellement issu d'une production *in situ*, liée à l'érosion des tests biogènes ; la part des constituants issus de débris coralliens ou d'algues calcaires est minime.

2.3. CLIMATOLOGIE

2.3.1. Pluviométrie et hydrologie

Le climat est de type tropical humide. Les pluies sont principalement d'origine convective. Il tombe, en moyenne interannuelle, moins de 2 000 mm d'eau par an sur certains points du littoral de l'île de Tahiti. En revanche certaines parties élevées telles la haute vallée de la Papenoo, au centre de l'île, peuvent recevoir plus de 10 000 mm/an (Lafforgue, 1984).

Les côtes exposées aux vents dominants de nord-est à sud-est peuvent recevoir deux à trois fois plus de précipitations que celles situées sous le vent (Tableau 1). Parallèlement, un renforcement des précipitations s'observe en altitude (de l'ordre de 1 à 2 mm supplémentaires par mètre de dénivelé). De même, l'insolation et la nébulosité sont affectées par un effet orographique marqué ; les côtes allant de Hitia'a à Mataiea (est à sud ; Figure 2) sont les plus concernées.

TABLEAU 1 —. Quelques valeurs de précipitations sur l'île de Tahiti : les reliefs exposés à l'est sont plus arrosés. Données de Ferry, 1988.

Localité	Altitude (m)	Précipitations (moyenne annuelle basée sur 15 années d'observation, en mm)
Paea (ouest)	4	1 532
Faaa (ouest-nord-ouest)	4	1 590
Papeete (nord-ouest)	26	3 117
Papenoo (nord-nord-est)	4	3 393
Tiareï (est-nord est)	2	3 475
Mont Aorai (centre)	2 000	4 793

L'île haute de Tahiti possède le réseau hydrographique le plus développé de la Polynésie par le nombre de cours d'eau et l'étendue des bassins versants. Le facteur hydrologique majeur est représenté par les précipitations. Les basses eaux se situent de juillet à novembre et les hautes eaux de décembre à mars, une transition s'observe entre avril et juin.

Le débit annuel moyen des rivières ou module (unité : m³/s), rapporté à la superficie du bassin versant, correspond au module spécifique Qs (unité : l/s/km²) qui permet la comparaison de différentes zones. Les bassins versants exposés au vent abritent des rivières avec des modules spécifiques généralement supérieurs à 150 l/s/km² alors que sous le vent ces valeurs sont inférieures à 75 l/s/km² (Figure 5).

Le coefficient d'écoulement, qui correspond au bilan des précipitations après déduction des pertes diverses dues aux infiltrations, évaporations, et écoulements variés, est généralement supérieur à 50 %.

Les crues sont un phénomène important dans l'hydrologie de l'île : elles sont généralement liées à des séquences pluvieuses de quelques jours provoquant des trains de crues. Selon Lafforgue (1984), ceux-ci se produisent à raison d'une trentaine par an, surtout à la saison chaude (70 % des crues). La configuration géomorphologique des bassins versants, qui sont étroits et abrupts, favorise des phénomènes brefs mais de très forte intensité : c'est notamment le cas en conditions cycloniques où, par exemple, le débit spécifique maximal a atteint 27 200 l/s/km² (soit en valeur brute 2 170 m³/s) dans le bassin de la Papenoo le 12 avril 1983 lors du passage du cyclone Veena, alors que le module spécifique est de 147 l/s/km² (module : 11.7 m³/s) sur 16 ans (Lafforgue 1984 & 1988).

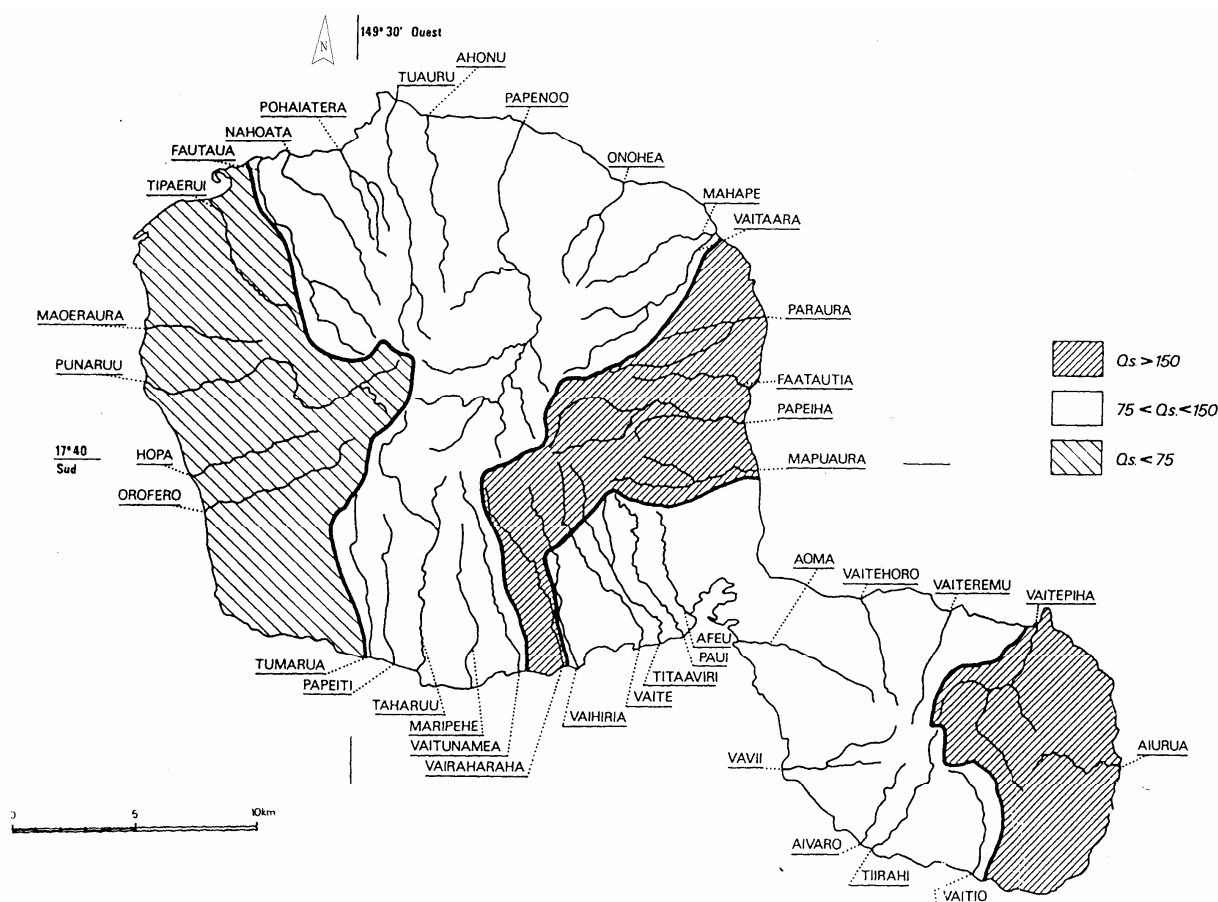


FIGURE 5 — Aires de modules spécifiques Q_s (unité : $l/s/km^2$) homogènes et principales rivières de l'île de Tahiti (in Lafforgue 1984, page 6).

Ces événements jouent un rôle capital dans le transport des matières solides. Une étude de la rivière Nymphaea (Lafforgue, 1994), qui possède un petit bassin versant, estime à 179 tonnes le transport de matière par cette rivière en une année (01/04/93 à 31/03/94) dont 27 tonnes au cours de la seule journée du 06/03/94 (et plus de 70% pour le mois de mars 1994). En quatre jours, du 5 au 8 mars 1994, 30 000 m³ d'eau transportant 61 tonnes de matières en suspension ont abouti dans le lagon.

2.3.2. Vents

Les Iles du Vent, parmi lesquelles se trouve l'île de Tahiti, sont soumises à des caractéristiques saisonnières se traduisant par une alternance de saison des pluies (ou chaude) et saison sèche (ou froide). La saison chaude se situe de décembre à mars, sous un régime d'alizés de nord-est. En situation dépressionnaire, les vents de nord et nord-ouest irréguliers prédominent et sont responsables des principaux épisodes pluvieux. En saison froide, de juin à novembre, les alizés de nord-est font fréquemment place à ceux du sud-est ; ces derniers atteignent couramment des vitesses de 40 à 50 km/h pendant plusieurs jours. En régime dépressionnaire les vents de sud-ouest assez forts apparaissent.

La configuration de l'île de Tahiti produit des effets de côte, responsables de changements localisés dans la direction et l'intensité des vents. Ils se traduisent généralement par des accélérations du vent sur les côtes parallèles au vent.

Il faut mentionner que le Territoire subit apériodiquement l'action violente de cyclones ou dépressions tropicales : les Iles du Vent sont généralement épargnées, le passage des dépressions étant plus au sud, touchant parfois l'archipel des Australes. Une série particulièrement importante et violente a touché l'île de Tahiti en 1983 : cinq cyclones en une saison, ce qui constitue un fait exceptionnel.

L'action des vents a un effet direct sur la surface océanique, engendrant des vagues de hauteur et d'amplitude variables de façon temporaire et localisée (« mer du vent ») ou de façon prolongée au niveau de zones diverses dans le Pacifique (houle). Ainsi, plusieurs jours d'un régime d'alizés forts peuvent former des vagues de quelques mètres de creux qui finiront par se briser sur les récifs barrières ou les côtes non protégées.

Les températures de l'air ont une faible amplitude moyenne de variation annuelle : de 24.3 °C pour le mois le plus froid de l'année à 27 °C pour le mois le plus chaud, ont été enregistrées à la station de Tahiti-Faa'a (14.9 - 34 °C pour les valeurs extrêmes absolues). La température moyenne de l'air est de 25.8 °C.

2.3.3. Houles

Les données disponibles aujourd'hui sur le régime des houles océaniques sont hétéroclites et incomplètes. Celles susceptibles de caractériser le régime touchant l'île de Tahiti sont tirées d'un rapport CEP-Aviation civile (Anonyme, 1979).

Le régime des houles possède aussi un caractère saisonnier (Figure 6): les houles de secteur sud-est dominant avec celles de nord-est et sud-ouest. Les deux premiers types étant générés par les alizés de saison ; le dernier type étant d'origine dépressionnaire australe, préférentiellement en saison sèche. Le régime dépressionnaire polaire (Alaska) est responsable de faibles houles de secteur nord durant la saison humide (hiver boréal). Les houles de hauteur supérieure à 4m surviennent parfois des secteurs sud-ouest et sud-est mais représentent moins de 3 % des observations. Les périodes de houle les plus fréquentes sont comprises entre 6 s et 9 s.

Les températures de l'eau océanique de surface ont une faible amplitude de variation : 25 - 28 °C environ, entre les latitudes 10 °S et 20 °S.

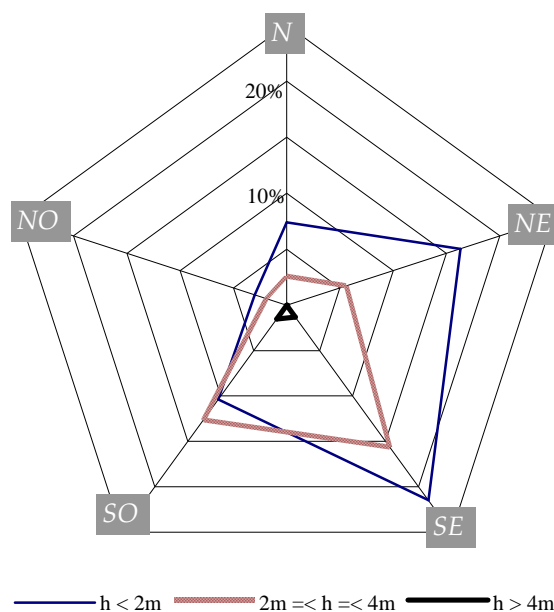


FIGURE 6 —. Répartition saisonnière des houles [1 484 valeurs relevées entre 153°32'O et 18°39'S environ (aire 61 572 Météorologie Nationale) de 1961 à 1970]. D'après Anonyme, 1979.

2.3.4. Marées

Peu de données sont disponibles sur les phénomènes de marée en Polynésie française. Lenhardt (1991) a réalisé une synthèse de données du SHOM collectées au niveau de la baie de Matavai (près de la zone d'Arue). Il en ressort que l'amplitude (demi différence entre le niveau de la basse mer et de la pleine mer suivante) moyenne de vives eaux est de 0.15 m ce qui équivaut à un marnage moyen de 0.3 m. Les pleines mers en période de vives eaux sont séparées de 12 h 12 min. Les périodes de vives eaux sont séparées de 14 j 19 h. Les plus grandes marées hautes se produisent à midi les jours de pleine ou nouvelle lune.

2.4. CARACTÉRISTIQUES ANTHROPIQUES

Nous ne présentons ci-dessous que les caractéristiques anthropiques susceptibles de perturber l'environnement lagunaire. Les éventuelles actions de valorisation ou protection de ce milieu (quasi inexistantes pour le milieu lagunaire de Tahiti) ne sont pas évoquées. Les valeurs chiffrées sont issues de l'Atlas de la Polynésie française (ORSTOM, 1993)

La Polynésie française comptait près de 189 000 habitants en 1988, ce nombre devrait approcher de 250 000 dans moins de cinq ans. La seule île de Tahiti concentre plus de 70 % du peuplement du Territoire, avec des densités variables : de moins de 5 hab./ha dans les zones côtières de l'est et du sud ou en altitude, à plus de 220 hab./ha dans certaines zones urbanisées (Papeete et Faa'a). Les noms des localités sont portés sur la Figure 2. La population est attirée vers la zone urbaine de cette île selon le même principe que l'exode rural observé dans certains pays continentaux.

La zone urbaine s'étale du nord-est au sud ouest, c'est à dire des communes de Mahina à Paea soit environ 40 km de littoral sur les 220 que compte l'île. En termes de population, cette

ceinture peuplée représente environ 81 % de l'île (environ 52 % de la population totale du Territoire).

Cette population consomme de grandes quantités d'eau douce (20 % des ménages consomment plus de 2 800 l/j en 1987) et produit quotidiennement plus de 2 kg de déchets par habitant. Les eaux usées, non traitées hormis par quelques structures hôtelières, aboutissent dans les lagons par l'intermédiaire de rivières et canalisations débouchant directement sur le littoral. De même, les ordures ménagères stockées de façon anarchique dans le fond des vallées distillent des éléments polluants (chimiques et organiques) dans les eaux d'infiltration ou les cours d'eau qui se mélangent aux eaux lagunaires. Pour ces raisons, la plupart des plages de la zone urbaine sont interdites à la baignade.

Parallèlement à ces apports importants, le littoral subit des agressions physiques qui sont principalement représentées par les extractions coralliennes (interdites aujourd'hui sur l'île de Tahiti), les extractions de matériaux du lit des rivières et par des remblais et aménagement divers. Ainsi plus de 20 km de littoral sont aménagés artificiellement et plus de 47 % du périmètre côtier de l'île ont subi des opérations de remblaiement pour gagner de l'espace, en général au détriment des structures de récif frangeant. L'aménagement principal à Papeete est la zone portuaire, qui couvre 160 ha de surface aquatique. Le trafic représente plus de 1 million de tonnes de marchandises par an et constitue le cœur de l'économie polynésienne. Un second aménagement portuaire a récemment vu le jour au niveau de la presqu'île de Taravao (sud-est). Dans le port de Papeete convergent les rejets urbains de la ville, les rejets de diverses industries (cale de halage, hydrocarbures, *etc.*) et décharges d'ordures ménagères. Les zones industrielles se situent dans les vallées de Punaruu (côte ouest), Tipaerui et Titioro (agglomération centrale), dans la zone portuaire de Fare Ute (Papeete), et dans la commune de Arue. Elles sont principalement orientées vers des activités diverses (Punaruu, Fare Ute), agro-alimentaire (Arue), transformation (Arue, Titioro), bâtiment et travaux publics (Tipaerui).

Langomazino *et al.* (1992) ont mesuré en 1991 diverses teneurs en métaux lourds, pesticides et détergents dans les sédiments ou colonne d'eau de la zone urbaine de Papeete. La partie portuaire apparaît la plus affectée par les diverses formes de pollution. Les principaux métaux lourds présents en quantité importantes dans les sédiments sont le plomb, le cuivre et le zinc. Les stations les plus contaminées sont les embouchures des rivières se jetant dans le port et celles soumises aux divers exutoires urbains. Parmi celles-ci, la station située près de la cale de halage est jusqu'à cent cinquante fois plus enrichie que les autres (notamment pour le plomb et le cuivre). Chrome, fer et cadmium présentent aussi des concentrations fortes dans les sédiments portuaires. Les concentrations en pesticides répondent de la même façon à la présence des embouchures et exutoires urbains. Les organochlorés comme le lindane, le chlordane, ou la dieldrine sont mesurés en excès. Le taux de dieldrine est de 22.4 µg/kg de sédiment sec au niveau de la cale de halage, ce qui équivaut à dix fois la concentration des autres stations du port. Le lindane présente une concentration pouvant atteindre 2.4 µg/kg de sédiment sec, au niveau d'un exutoire urbain. Quant aux détergents, leur concentration dans la colonne d'eau varie de 21 à 61 µg/l dans cette zone urbaine. A titre de comparaison, la teneur mesurée dans la passe n'atteint plus que la valeur de 14 µg/l.

Un autre type d'aménagement affecte indirectement l'écosystème lagunaire : le développement de l'urbanisation sur les flancs de montagne. Cette activité, en dénudant les sols, accroît l'érosion et le transfert par ruissellement d'éléments terrigènes vers les eaux du lagon.

Il faut noter que depuis la fin des années 80 les aménagements hydroélectriques de certaines vallées, surtout à l'est et au sud de l'île se sont développés entraînant de nombreux travaux de terrassement et modifications des cours d'eau (en intensités de débit notamment) ayant pour conséquence l'augmentation ponctuelle de la charge particulière des cours d'eau concernés ou adjacents. A moyen terme ces aménagements devraient au contraire permettre le contrôle des crues de certaines rivières voire la diminution de la charge particulière des eaux.

L'agriculture est peu importante (moins de 4 000 ha pour l'ensemble des Iles du Vent) et concerne de petites exploitations. La zone la plus exploitée est celle de la plaine de Papara (sud-ouest). L'emploi d'engrais et pesticides est fréquent.

Enfin un dernier élément affecte le fonctionnement de l'écosystème lagunaire : la pêche. Aujourd'hui, elle se tourne essentiellement vers la haute mer et les pêcheries des atolls des Tuamotu mais la pression sur les lagons de Tahiti persiste et est sans doute loin d'être négligeable bien que peu de données aient jamais été récoltées à ce sujet. A Tahiti sont principalement consommés les poissons de lagon. Les holothuries, les oursins, certains mollusques (*Turbo marmoratus*, *Tridacna maxima*, etc.) sont aussi recherchés.

En conclusion, il apparaît que l'espace littoral est le lieu privilégié des activités humaines. Le lagon, par sa position géographique et notamment par l'intermédiaire des récifs frangeants, fait partie intégrante de la zone sous influence anthropique directe et permanente.

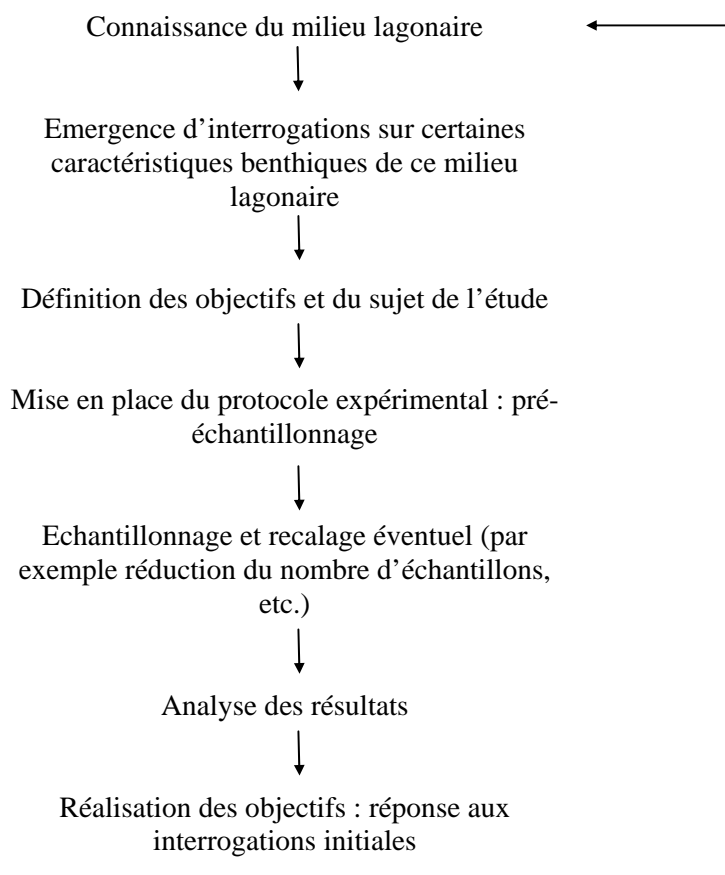
3. MATÉRIEL ET MÉTHODES

3.1. GÉNÉRALITÉS SUR L'ÉCHANTILLONNAGE

3.1.1. Principe

Il est impossible, dans le cas des invertébrés de substrat meuble du lagon de Tahiti, d'étudier (en termes de densité et biomasse) la totalité des populations, d'où la nécessité d'échantillonner. En effet plus le volume de matériel à étudier sera important plus il requerra du temps de traitement et d'analyse, de main d'oeuvre, de moyens financiers, au détriment de la réflexion. En écologie benthique notamment, les efforts à consentir pour retirer des informations à propos d'un milieu sont très élevés du fait de la nécessité de trier manuellement plusieurs décimètres cubes de sédiment pour en retirer les occupants un à un.

La démarche adoptée dans ce travail est la suivante :



Le mode d'échantillonnage doit tenir compte des objectifs de l'étude conditionnés par le milieu et les moyens disponibles. Aucun protocole d'échantillonnage n'est universel et chacun nécessite une adaptation aux conditions de l'étude. Frontier (1983) a réalisé une synthèse très complète à propos de l'échantillonnage en écologie, à laquelle il est souvent fait référence dans ce chapitre.

Le mode d'échantillonnage des stations adopté ici est grandement basé sur celui de Riddle *et al.* (1989) quant à la taille des échantillons et des engins.

Le plan d'échantillonnage correspond à un «échantillonnage au hasard stratifié» selon la formule d'Elliott et Décamps (1973) : un échantillonnage stratifié selon deux critères qualitatifs de stratification complété par un échantillonnage aléatoire au sein de chaque strate.

3.1.2. Hétérogénéité du milieu

La notion d'hétérogénéité, incluse dans le concept d'écosystème, est présente à toutes les échelles de perception : différentes échelles d'observation sont abordées par le biais de l'étude de différentes classes de taille de macrofaune ainsi que par celle de micro-organismes bactériens.

- ⇒ La variabilité saisonnière est prise en compte par une répétition des prélèvements sur l'année : dans les zones tempérées ou froides c'est un facteur important dans la compréhension du milieu alors que dans les zones tropicales aux saisons moins marquées les effets de ce facteur sont parfois imperceptibles, notamment sur la macrofaune de grande taille.
- ⇒ La variabilité spatiale est prise en compte par les échantillonnages combinés décrits précédemment. Deux niveaux de réplification permettent d'appréhender la variabilité spatiale : le premier est représenté par un nombre de stations (dix-huit ici), le second par un nombre de réplicats dans chaque station (généralement trois à cinq). Les résultats sont généralement exprimés par m² de sédiment : cette extrapolation linéaire introduit un biais difficilement quantifiable mais elle permet une standardisation des résultats (fréquemment en biomasse par mètre carré dans la littérature).

3.1.3. Choix de la technique de prélèvement

Diverses techniques existent pour effectuer des prélèvements contrôlés de macrofaune benthique. Pour récolter des informations quantitatives l'usage de la benne ou du carottier est le plus répandu. La technique de l'aspiration (« suceuse ») — moins répandue — est écartée pour son caractère violent (écrasement et morcellement des individus) non compatible avec les objectifs de l'étude. D'autre part c'est une technique lourde à mettre en oeuvre.

Les comparaisons de l'efficacité des différents types de bennes et carottiers ont suscité de nombreux articles et ouvrages (notamment Holme et Mc Intyre, 1984 ou revue de Blomqvist, 1991) et les différences sont souvent minimes (Long et Wang, 1994 et Long *et al.*, 1994). Il apparaît pratiquement que le coût et la disponibilité du matériel déterminent généralement le choix de l'échantillonneur : « the final arrangement will be a compromise between the desirable and the practicable », Mc intyre *et al.* (1984).

Pour cette étude, la technique de la benne — nécessitant un bateau de taille conséquente (> 10 m) — n'est pas adaptée aux eaux lagunaires de Tahiti, étroites et peu profondes (2.5 m au niveau du platier interne du récif barrière). La technique du carottage en plongée s'est donc imposée. Bien que d'un rendement plus faible (surface traitée/coût temporel) que l'usage de la benne, elle possède de nombreux avantages :

- ⇒ le matériel peut-être rudimentaire (tube de PVC) et son coût d'utilisation est faible (petits bateaux) ;
- ⇒ l'usage de carottiers manipulés en plongée permet un travail de précision (pas de vague de front chassant l'épifaune par exemple), contrôlé visuellement à chaque étape ;
- ⇒ parallèlement, ceci conduit à une observation directe du milieu qui améliore la perception globale de l'écosystème et peut faciliter le contrôle des données recueillies ou l'étape de réflexion finale, voire éviter des erreurs d'interprétation ;
- ⇒ la quantité de sédiments à traiter est moindre, avec une erreur statistique plus faible (voir section suivante).

En conclusion, il faut garder à l'esprit que toute technique est sélective (Frontier, 1983).

3.1.4. Choix de la taille de l'engin

La taille de l'échantillonneur conditionne les résultats de l'étude ; par exemple Palmer et Whitte (1994) montrent que la richesse taxonomique varie en fonction de la taille du quadrat utilisée. En effet, les individus des communautés benthiques possèdent des distributions particulières fonction de facteurs biotiques et abiotiques tels l'hydrodynamisme, la qualité du substrat, la compétition d'ordre alimentaire ou spatial, *etc.* La distribution aléatoire est rarement observée (Frontier 1983) sauf si les densités sont faibles (Elliott et Décamps, 1973) alors que les distributions régulière (surdispersion) ou agrégative (sous-dispersion) sont courantes. Le sujet n'étant pas ici de résumer les connaissances sur la théorie de l'échantillonnage, il convient de se référer aux auteurs précédemment cités pour un développement approfondi.

La taille de l'échantillonneur doit être adaptée à celle de l'échantillon : ainsi, dans cette recherche, deux classes de taille de la macrofaune sont échantillonnées par deux types de carottiers². Parallèlement, la composante microbenthique est étudiée par l'intermédiaire de carottiers de très petite taille (9.8 cm²). Les groupes faunistiques comme la macrofaune et la méiofaune sont d'ailleurs des entités définies arbitrairement, notamment pour le fait qu'elles requièrent des méthodes d'échantillonnage et d'analyse différentes.

Remarque : les classes de taille arbitraires définissant les divers groupes de la faune (micro-, meio-, macro-, mégafaune) correspondent donc à des communautés très restreintes ou à des sous-parties de communautés (Diaz, 1992) : elles constituent des outils méthodologiques destinés à donner des informations sur un écosystème. Bien que la taille limite inférieure de la macrofaune soit théoriquement fixée à 1 mm, le tri sur maille de 0.5 mm est courant (Riddle *et al.*, 1990 ; Ferraro et Cole, 1995 ; James *et al.*, 1995). Entre 0.5 et 1 mm la faune est parfois qualifiée de mixobenthos ou méiofaune temporaire (Villiers *et al.*, 1987), c'est à dire qu'elle est essentiellement représentée par des stades juvéniles de la macrofaune. Dans les études écologiques visant à expliquer le fonctionnement d'écosystèmes à grande échelle spatiale ou au niveau des seules relations entre communautés, la taille peut être fixée à 2 mm (Chardy *et al.*, 1987) en fonction des objectifs et du rendement visé. Enfin, il faut noter que ces classes de tailles correspondent aux valeurs du vide de maille des tamis utilisés et non à la taille réelle des individus de la macrofaune (qui est sensible à l'étirement, la fragmentation, ...).

Elliott et Décamps (1973) et Mc Intyre *et al.* (1984) constatent que, à surface échantillonnée égale, plusieurs échantillons de petite taille sont plus précis et rendent mieux compte de la population étudiée (sens statistique) que des échantillons de plus grande taille et moins nombreux. Un nombre élevé de relevés augmente le nombre de degrés de liberté et réduit l'erreur statistique.

Pour ces diverses raisons, les échantillonneurs (quadrats et carottiers) utilisés dans ce travail sont de petite taille et répliqués.

3.1.5. Conséquences

L'échantillonnage permet donc d'étudier l'écosystème de façon structurée et standardisée, avec pour but d'établir une inférence de l'échantillon vers la population statistique (macrofaune benthique). Il est ensuite possible d'établir une généralisation à la population-cible (biocénose lagunaire), aux risques du biologiste. L'échantillonnage est donc un moyen et non une fin ; il ne doit pas masquer la réflexion de l'expérimentateur. Il en est de même à propos de l'usage des statistiques inférentielles souvent liées aux plans d'échantillonnage. Car parallèlement à ces outils destinés à limiter les erreurs d'interprétation, de nombreux éléments subjectifs sont introduits dans le cadre de l'étude : nous avons abordé précédemment la distinction arbitraire des groupes taxonomiques, mais nous aurions aussi pu citer celle concernant les groupes trophiques, le choix de stations, le choix d'un risque de première espèce de 5 % ou celui d'une précision de 20 %, *etc.*

² 105.7 et 23.8 cm² ; les données techniques sont détaillées dans les « modalités de l'échantillonnage » ci-après.

Parfois les « conventions » sont appliquées sans esprit critique ; il est important de ne pas oublier les limites des outils utilisés. Les capacités d'observation et d'analyse de l'expérimentateur doivent rester le moteur de l'étude.

3.2. MODALITÉS DE L'ÉCHANTILLONNAGE

3.2.1. Points de prélèvement : méthode et terminologie

Au sein du Territoire, l'île de Tahiti est la plus peuplée et la plus développée sur le plan économique. Elle est donc la plus adaptée à une étude des perturbations anthropiques globales affectant les écosystèmes lagunaires. Le choix des stations de prélèvement, dans le cadre d'un échantillonnage stratifié, est conditionné par une conjonction de critères anthropiques et géomorphologiques : chaque type de critère constitue une strate. Ensuite, au sein de chaque station l'échantillonnage est réalisé aléatoirement. Les échantillons sont donc collectés au terme d'un échantillonnage stratifié aléatoire.

3.2.1.1. *Critères d'anthropisation : choix des zones*

Cinq zones ont été définies (Tableau 2 et Figure 7) en fonction de leurs caractéristiques démographiques (densité de population humaine) et économiques (type d'activité dominante). L'objectif de ce choix étant de créer un gradient de ces deux facteurs entre les différentes zones.

TABLEAU 2 —. *Activités anthropiques affectant chacune des cinq zones sélectionnées.*

<i>Numéro et nom de la zone</i>	<i>Densité humaine</i>	<i>Activité économique dominante</i>
Zone 1 - Arue	moyenne (≤ 40 hab./ha)	industrie, habitat
Zone 2 - Port Papeete	très forte (≤ 221 hab./ha)	industrie portuaire
Zone 3 - Outumaoro	forte (≤ 80 hab./ha)	hôtellerie
Zone 4 - Paea	faible (≤ 20 hab./ha)	habitat
Zone 5 - Mahaena	très faible (≤ 5 hab./ha)	aucune

Les zones soumises à une forte activité humaine directe ou indirecte sont donc, par ordre d'intensité décroissante : Port (zone 2), Arue (zone 1), Outumaoro (zone 3). Les zones soumises à de faibles et très faibles activités anthropiques sont respectivement : Paea (zone 4) et Mahaena (zone 5). Cette dernière est choisie pour son aspect peu anthropisé ; elle sert à caractériser un écosystème *a priori* peu perturbé, voire non perturbé, par les activités anthropiques. Ce rôle de référence permet par la suite de cerner les seuls effets anthropiques dans les autres zones.

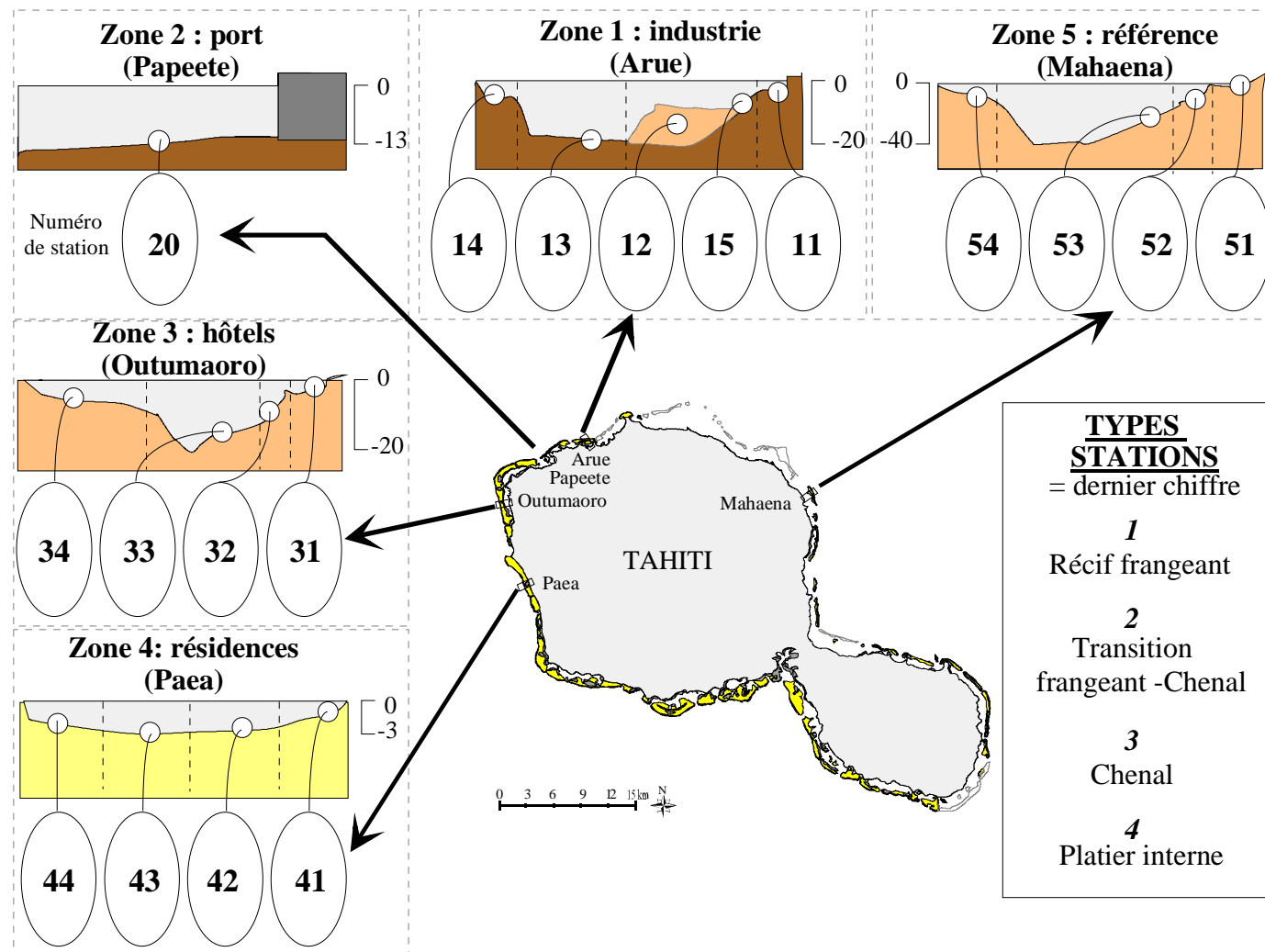


FIGURE 7 —. Définition des stations en fonction des stratificateurs géographique (zones) et géomorphologique (types). Le numéro de station indique à la fois la zone (chiffre de gauche) et le type géomorphologique (chiffre de droite). Les types géomorphologiques sont rappelés dans l'encart, à droite de la figure. A noter : la station du port (20) est de type « chenel », la station 15 d'Arue est de type « transition ».

Remarque : l'urbanisation totale de la côte ouest ainsi que l'état d'apparente dégradation (volume de corail mort, couverture algale homogène, eau turbide, *etc.*) de ses lagons ont conduit à définir la zone témoin sur la côte est. Nous avons vu précédemment que les conditions climatiques, sous l'influence du régime des alizés, diffèrent entre les côtes est et ouest, ce qui pourrait conduire à des structures de peuplements différentes. Ce cas de figure a été démontré par Payri (1987) pour les peuplements de macrophytes de l'île jumelle, Moorea : les peuplements des côtes sud-est et sud-ouest plus exposés à la houle et aux vents sont dominés par des espèces de milieux battus. Cependant, en raison des conditions particulières du choix des stations du choix (cf. § 3.2.1.3), nous adopterons comme hypothèse de travail que les conditions de l'étude ne sont pas différentes entre les deux côtes de l'île de Tahiti.

Chaque zone constitue un sous-système de l'écosystème lagunaire de l'île. L'intégration des résultats acquis au niveau de chacune des cinq zones permet donc d'appréhender le fonctionnement global de l'écosystème lagunaire de Tahiti.

3.2.1.2. Critères géomorphologiques : choix des stations

Chaque zone est subdivisée en plusieurs stations en fonction de l'aspect morphologique de la zone (Figure 7). De façon à mettre en évidence les effets anthropogéniques, les stations sont alignées selon un axe ligne de rivage-récif barrière. En effet, nous avons établi l'hypothèse que les perturbations anthropiques majeures ont un effet décroissant du rivage, où se situe l'activité principale, vers le récif barrière qui est plus éloigné.

Par conséquent, deux stations sont situées sur le récif frangeant, une dans le chenal et une sur le platier interne du récif barrière : ces termes étant définis par Battistini *et al.* (1975). Les numéros des stations se terminent respectivement par 1, 2, 3 et 4, selon le type géomorphologique de la station (Figure 7).

La première station du récif frangeant est immergée en permanence mais la profondeur n'y excède pas un mètre. La seconde station se situe au pied de récif frangeant, dans la zone de transition récif frangeant-chenal.

Conséquence d'une configuration géomorphologique complexe, la zone d'Arue (ensemble des stations dont le numéro commence par 1) possède deux stations situées à la transition récif frangeant-chenal : 12 et 15.

La zone portuaire (20) ne possède pas la morphologie naturelle des autres zones, suite à divers aménagements, telle la construction de quais et bassins ; une seule station y est définie ; elle pourrait être assimilée à une station de type 3 (chenal), notamment du fait que la profondeur y atteint 13 m, avec absence de substrat dur.

La zone de Paea (ensemble des stations dont le numéro commence par 4) présente un ensemble post-récifal développé mais sans chenal et avec un récif frangeant peu marqué : les quatre stations sont distribuées systématiquement (Figure 7).

Définition de l'aire d'échantillonnage : chaque station représente une aire de 200 m² dans laquelle les divers échantillons sont prélevés aléatoirement au cours des différentes campagnes. Cette surface est liée à la précision avec laquelle le site peut être localisé. Chacune de ces aires est considérée comme homogène pour les différentes variables étudiées.

L'intégration des résultats des quatre stations d'une même zone permet d'appréhender le fonctionnement global de la zone considérée.

3.2.1.3. Aspects pratiques

L'éloignement des zones est réduit de façon à minimiser les temps de transport afin d'assurer une bonne conservation des divers types d'échantillons (prélèvements destinés à des analyses biologiques ou chimiques), de réduire le coût financier, et d'optimiser le temps de présence sur le terrain. Pour respecter ce critère, les zones récifales de la presqu'île, *a priori* moins affectées par divers effets anthropiques, sont écartées.

La profondeur des stations de chenal n'excède pas 21 m pour limiter les contraintes dues au travail sous-marin avec scaphandre autonome.

3.2.1.4. Caractéristiques diverses des stations

TABLEAU 3 —. Libellé, position et profondeur des stations.

Libellé	Dénomination complète	Position géographique		Profondeur (m)
11	Arue : récif frangeant de profondeur <1m	17°31'31"S	149°32'10"W	<1
12	Arue : transition récif frangeant-chenal 1 (protégée)	17°31'13"S	149°32'31"W	6
15	Arue : transition récif frangeant-chenal 2	17°31'30"S	149°32'12"W	6
13	Arue : chenal	17°31'25"S	149°32'08"W	18
14	Arue : platier interne du récif barrière	17°31'04"S	149°32'29"W	2.5
20	Port : quai des paquebots (chenal)	17°32'11"S	149°34'08"W	13
31	Outumaoro : récif frangeant de profondeur <1m	17°34'30"S	149°37'06"W	<1
32	Outumaoro : transition récif frangeant-chenal	17°34'35"S	149°37'11"W	9
33	Outumaoro : chenal	17°34'35"S	149°37'16"W	13
34	Outumaoro : platier interne du récif barrière	17°34'37"S	149°37'32"W	2.5
41	Paea : récif frangeant de profondeur <1m	17°39'38"S	149°35'52"W	0.5
42	Paea : transition récif frangeant-chenal	17°39'39"S	149°35'55"W	2.5
43	Paea : chenal	17°39'41"S	149°36'01"W	2.5
44	Paea : platier interne du récif barrière	17°39'42"S	149°36'04"W	3
51	Mahaena : récif frangeant de profondeur <1m	17°34'49"S	149°18'33"W	0.5
52	Mahaena : transition récif frangeant-chenal	17°34'48"S	149°18'31"W	9
53	Mahaena : chenal	17°34'47"S	149°18'29"W	21
54	Mahaena : platier interne du récif barrière	17°34'31"S	149°18'04"W	2.5

Par la suite, les différents types sont notés dans le texte de façon abrégée : frangeant, transition, chenal, platier interne ou barrière.

3.2.1.5. Terminologie

Remarque : dans plusieurs tableaux, les nombres sont écrits selon les règles anglo-saxonnes (partie décimale séparée par un point et non une virgule) pour des raisons pratiques liées à certains traitements informatiques. Cette notation est donc appliquée à tout le document pour une meilleure lecture.

- *Généralités*

Lors de l'estimation des biomasses les termes de poids moyen individuel, poids sec, *etc.* sont employés à la place de masse moyenne individuelle, masse sèche, *etc.*, comme dans le langage courant ou relevé dans la littérature.

Le terme « terrigène » utilisé ici et par de nombreux auteurs français peut prêter à confusion. Le dictionnaire Robert le définit comme des « dépôts près des côtes, apportés à la mer par les fleuves ». Dans ce travail l'expression « apports terrigènes » est donc mise en synonymie avec l'expression « apports terrestres » et concerne tout apport de la partie terrestre de l'île (par voie liquide essentiellement, rivière ou émissaire quelconque) vers la partie marine. Ces apports sont donc organiques et inorganiques, anthropiques ou naturels. Les éléments terrestres provenant exclusivement de l'altération et érosion de sols sont désignés par le terme « telluriques ». Les qualificatifs « naturel » ou « anthropique » précisent dans chaque cas le facteur déclenchant l'apport. Picard (1985) contestant la locution « vases terrigènes » emploie préférentiellement la locution « vases telluriennes », dérivé de tellurique.

- *Numéros de stations*

La liste des stations avec leurs libellés se trouve dans le Tableau 3. Le libellé des stations comprend deux éléments : numéro de zone (de 1 à 5) et numéro de station (de 1 à 5). La zone portuaire ne comportant qu'une station est simplement notée 20.

Exemple : 34 = zone d'Outumaoro (hôtels) à la station 4 (platier interne du récif barrière). Lorsqu'il s'agit du type de station (frangeant, transition, chenal ou platier interne), le chiffre est précédé du terme « type » (respectivement type 1, type 2, type 3 et type 4) : l'expression est de la forme « ...station de platier interne (type 4). ».

- *Terme « lagon »*

Dans le présent document, le terme de « chenal » est employé au sens large pour désigner la « dépression de profondeur et d'extension variables, soit située en arrière d'un récif barrière, soit limitée de toutes parts par des constructions récifales » définie par Battistini *et al.* (1975) comme « lagon », mais aussi les chenaux creusés artificiellement pour les besoins humains (circulation des embarcations). En effet, beaucoup des lagons au sens de Battistini *et al.* (*op. cit.*) ont été aménagés ou élargis pour des raisons économiques.

En revanche, les termes lagon et lagonaire sont employés dans leur acception scientifique commune (lagonaire n'étant pas dans le dictionnaire) pour définir l'ensemble des éléments morphologiques situés entre le rivage et la crête du récif barrière. Cette acception est proscrite par les précédents auteurs qui utilisent préférentiellement le terme de « complexe récifal » pour cet ensemble. Cependant, l'usage répandu dans la littérature scientifique et dans la population tend vers cette perte de spécificité du terme lagon, c'est pourquoi pour une meilleure compréhension, nous adoptons la même démarche.

Le Tableau 4 suivant résume ces choix :

TABLEAU 4 —. Usages des termes « lagon » et « lagonaire ».

Terminologie utilisée dans ce document	Terminologie selon Battistini <i>et al.</i> , 1975	Éléments concernés
Chenal	Lagon (<i>sensu stricto</i>)	Dépression en arrière du récif barrière
Lagon, lagonaire	Complexe récifal	Récif frangeant + lagon (s.s.) + platier récifal du récif barrière

3.2.2. Périodicité des prélèvements

Les prélèvements de sédiments sont effectués trimestriellement en ce qui concerne l'étude des paramètres physico-chimiques, de mai 1993 à janvier 1995. Les prélèvements destinés à l'étude de la faune sont effectués trimestriellement d'avril 1994 à janvier 1995 pour le premier type de faune (voir paragraphe suivant). Les stations 12, 13, 14, 20 et 33 bénéficient d'une série supplémentaire (mai 1993) pour le calcul de certaines variables (densité et biomasse moyennes notamment). Deux prélèvements saisonniers (saison sèche 1993 et saison humide 1995) sont réalisés pour l'étude du deuxième type de faune. Le tableau 5 récapitule les sorties sur le terrain :

TABLEAU 5 —. Dates des prélèvements. ϕ - χ correspond aux prélèvements réalisés pour l'étude des variables sédimentaires (matière organique, particules fines, chlorophylle *a*, phaeopigments) ; *m* à ceux destinés à l'étude de la petite macrofaune et *M* ceux destinés à l'étude de la grande macrofaune (groupes traités dans la suite du document).

Paramètres	[campagne 1]			[campagne 2]	[campagne 3]	[campagne 4]	
	ϕ - χ	<i>m</i>	<i>M</i>	ϕ - χ	ϕ - χ	ϕ - χ	<i>M</i>
STATIONS							
11	11/05/93	17/05/93	16/06/93	18/08/93	04/11/93	07/02/94	12/04/94
12	11/05/93	17/05/93	14/06/93	16/08/93	04/11/93	07/02/94	11/04/94
13	11/05/93	17/05/93	15/06/93	16/08/93	04/11/93	07/02/94	11/04/94
14	11/05/93	17/05/93	15/06/93	16/08/93	04/11/93	07/02/94	11/04/94
15	-	-	-	-	04/11/93	07/02/94	12/04/94
20	11/05/93	28/05/93	02/07/93	20/08/93	10/11/93	09/02/94	12/04/94
31	12/05/93	19/05/93	15/07/93	17/08/93	03/11/93	10/02/94	15/04/94
32	12/05/93	18/05/93	15/07/93	17/08/93	03/11/93	10/02/94	15/04/94
33	12/05/93	18/05/93	15/07/93	17/08/93	03/11/93	10/02/94	15/04/94
34	12/05/93	19/05/93	15/07/93	17/08/93	03/11/93	10/02/94	15/04/94
41	14/05/93	18/06/93	18/06/93	19/08/93	09/11/93	13/02/94	14/04/94
42	14/05/93	18/06/93	18/06/93	19/08/93	09/11/93	13/02/94	14/04/94
43	-	18/06/93	18/06/93	19/08/93	09/11/93	13/02/94	14/04/94
44	14/05/93	18/06/93	18/06/93	19/08/93	09/11/93	13/02/94	14/04/94
51	13/05/93	21/07/93	21/07/93	30/08/93	05/11/93	11/02/94	19/04/94
52	13/05/93	21/07/93	17/06/93	30/08/93	05/11/93	11/02/94	19/04/94
53	13/05/93	21/07/93	17/06/93	30/08/93	05/11/93	11/02/94	19/04/94
54	13/05/93	21/07/93	17/06/93	30/08/93	05/11/93	11/02/94	19/04/94

TABLEAU 6 (SUITE) —. Dates des prélèvements. $\phi-\chi$ correspond aux prélèvements réalisés pour l'étude des variables sédimentaires (matière organique, particules fines, chlorophylle *a*, phaeopigments) ; *m* à ceux destinés à l'étude de la petite macrofaune et *M* ceux destinés à l'étude de la grande macrofaune (groupes traités dans la suite du document).

Paramètres	[campagne 5]		[campagne 6]		[campagne 7]		[campagne 8]	
	$\phi-\chi$	<i>M</i>	$\phi-\chi$	<i>M</i>	$\phi-\chi$	<i>M</i>	$\phi-\chi$	<i>m</i>
STATIONS								
11	05/05/94	12/07/94	08/08/94	06/10/94	02/11/94	16/01/95	26/01/95	26/01/95
12	05/05/94	05/07/94	08/08/94	06/10/94	02/11/94	16/01/95	26/01/95	26/01/95
13	05/05/94	05/07/94	08/08/94	06/10/94	02/11/94	16/01/95	26/01/95	26/01/95
14	05/05/94	05/07/94	08/08/94	06/10/94	02/11/94	16/01/95	26/01/95	26/01/95
15	05/05/94	05/07/94	08/08/94	06/10/94	02/11/94	16/01/95	26/01/95	26/01/95
20	10/05/94	12/07/94	17/08/94	05/10/94	07/11/94	24/01/95	24/01/95	24/01/95
31	06/05/94	06/07/94	10/08/94	07/10/94	03/11/94	17/01/95	27/01/95	27/01/95
32	06/05/94	06/07/94	10/08/94	07/10/94	03/11/94	17/01/95	27/01/95	27/01/95
33	06/05/94	06/07/94	10/08/94	07/10/94	03/11/94	17/01/95	27/01/95	27/01/95
34	06/05/94	06/07/94	10/08/94	07/10/94	03/11/94	17/01/95	27/01/95	27/01/95
41	09/05/94	08/07/94	09/08/94	12/10/94	04/11/94	19/01/95	30/01/95	30/01/95
42	09/05/94	08/07/94	09/08/94	12/10/94	04/11/94	19/01/95	30/01/95	30/01/95
43	09/05/94	08/07/94	09/08/94	12/10/94	04/11/94	19/01/95	30/01/95	30/01/95
44	09/05/94	08/07/94	09/08/94	12/10/94	04/11/94	19/01/95	30/01/95	30/01/95
51	11/05/94	07/07/94	16/08/94	04/10/94	08/11/94	18/01/95	01/02/95	01/02/95
52	11/05/94	07/07/94	16/08/94	04/10/94	08/11/94	18/01/95	01/02/95	01/02/95
53	11/05/94	07/07/94	16/08/94	04/10/94	08/11/94	18/01/95	01/02/95	01/02/95
54	11/05/94	07/07/94	16/08/94	04/10/94	08/11/94	18/01/95	01/02/95	01/02/95

3.2.3. Faune du sédiment

L'échantillonnage de la faune intervient après la définition des stations par l'échantillonnage stratifié : cette deuxième partie du plan d'échantillonnage est réalisée aléatoirement. Les prélèvements destinés à une étude de la macrofaune sont réalisés en plongée, par carottage dans les sédiments, de façon à obtenir cinq répliquats d'environ 0.1 m² ou 0.01 m², selon les méthodes utilisées. Deux types de carottages sont réalisés afin de mettre en évidence deux classes de taille de la macrofaune benthique, méthode inspirée de Riddle *et al.* (1990) : grande macrofaune et petite macrofaune. La démarche est schématisée à la section 3.4. La très grande macrofaune ou mégafaune est quantifiée par comptage à l'échelle de la station.

3.2.3.1. Grande macrofaune

Des carottages à l'aide de carottiers dentés (en PVC) de 11.6 cm de diamètre et 25 cm de profondeur sont réalisés au sein de chaque station : neuf carottes sont prélevées sur une surface d'environ 1 m² et groupées dans un sac plastique. La nouvelle unité d'échantillonnage ainsi définie correspond à une surface de 951 cm², soit environ 0.1 m² (dans les calculs la valeur exacte de 951 cm² est utilisée alors que dans le texte nous employons le terme de 0.1 m²). Les manipulations se font dans la direction opposée à celle du courant afin de ne pas être gêné par une éventuelle remise en suspension de particules. La réplification aléatoire est assurée cinq fois afin de permettre l'utilisation de traitements statistiques. Généralement une zone est prélevée dans la journée, les sacs ramenés au laboratoire sont alors traités.

Ces prélèvements sont effectués au cours de quatre campagnes réalisées trimestriellement entre avril 1994 et janvier 1995. Pour le détail des dates de prélèvements se conférer au Tableau 5.

3.2.3.2. *Petite Macrofaune*

Des carottages à l'aide de carottiers en PVC de 5.5 cm de diamètre et 25 cm de profondeur sont réalisés : cinq carottes sont prélevées sur une surface d'environ 1 m² et groupés dans un sac plastique. La nouvelle unité d'échantillonnage ainsi définie correspond à une surface de 119 cm², soit environ 0.01 m². Les manipulations se font dans la direction opposée à celle du courant afin de ne pas être gêné par une éventuelle remise en suspension de particules. La réplique aléatoire est assurée cinq fois. Une zone est généralement échantillonnée dans la demi-journée ; les sacs ramenés au laboratoire sont alors traités.

Ces prélèvements sont effectués au cours de deux campagnes réalisées en saison sèche de l'année 1993 et en saison humide de l'année 1995. Pour le détail des dates de prélèvements se conférer au Tableau 5.

Riddle *et al.* (1990) ont montré que l'étude séparée de la petite macrofaune (0.5 - 2 mm) doit être réalisée séparément. En effet, les caractéristiques de la grande macrofaune masquent celles de la petite. La petite macrofaune révèle plus sensiblement les effets saisonniers et les abondances sont généralement très supérieures à celle de la grande macrofaune malgré des valeurs de biomasse très inférieures.

3.2.3.3. *Très grande macrofaune ou mégafaune*

Ce sont les animaux dont la taille excède 20 mm. Les individus récoltés dans cette catégorie sont peu nombreux, ils sont donc intégrés dans les analyses (cas de gastéropodes le plus souvent) et considérés comme macrofaune. Par conséquent seuls les individus ne pouvant être récoltés par carottage sont classés dans la mégafaune : leur taille effective est supérieure à 100 mm. Leur densité est estimée par comptage sur toute la surface de la station (200 m²). Ces relevés ont été effectués en août 1995.

3.2.4. Traces de bioturbation

Dans chaque station, le rapport substrat meuble/substrat dur est estimé visuellement et exprimé en pourcentage définissant ainsi deux strates (lorsque les deux types de substrats sont présents conjointement).

Dans chaque station, un échantillonnage de la strate de substrat meuble ainsi définie est effectué par relevé de 12 quadrats de 0.25 m² répartis aléatoirement. Chaque quadrat est photographié lors d'une unique campagne (septembre 1995). En revanche, lorsque la station est composée uniquement de substrat meuble, l'échantillonnage est effectué aléatoirement sur la totalité de l'aire (200 m²) — correspondant à une strate unique — en photographiant également 12 quadrats de 0.25 m².

3.2.5. Microphytes, macrophytes et coraux

Les peuplements de microphytobenthos sont abordés indirectement par l'étude de pigments contenus dans les sédiments. La teneur en chlorophylle-a permet d'estimer la quantité de microphytes vivants alors que celle en phaeopigments renseigne sur la teneur en éléments végétaux morts. L'échantillonnage concernant ces deux variables est réalisé en même temps que celui des paramètres physico-chimiques (§ 3.2.7). Par conséquent, l'échantillonnage et l'essentiel des résultats liés à ces deux variables sont traités conjointement, dans la partie consacrée aux variables environnementales.

Les peuplements de macrophytes et coraux sont étudiés de manière qualitative et quantitative par l'utilisation de quadrats, selon la méthode décrite dans la section ci-dessus.

Dans chaque station, le rapport substrat meuble/substrat dur est estimé visuellement et exprimé en pourcentage.

Quand il a lieu d'être, un pré-échantillonnage de la strate de substrat dur ainsi définie est effectué par relevé de 12 quadrats de 0.25 m² répartis aléatoirement au sein de la strate.

Chaque quadrat est photographié lors d'une unique campagne (septembre 1995). La strate de substrat meuble est échantillonnée de façon identique. En revanche, lorsque la station est composée uniquement de substrat meuble, l'échantillonnage est effectué aléatoirement sur la totalité de l'aire (200 m²) — correspondant à une strate unique — en photographiant également 12 quadrats de 0.25 m².

Ces diapositives reflètent donc la configuration spatiale des peuplements de macrophytes et coraux dans les stations étudiées.

Remarque concernant les macrophytes : les caractéristiques qualitatives et quantitatives des macrophytes sont également appréhendées par une deuxième approche ; une analyse du contenu en algues et phanérogames des grands carottiers est effectuée à chaque campagne de prélèvement de la grande macrofaune. Ces résultats servent à l'explication du caractère saisonnier des peuplements de macrophytes, et par conséquent des peuplements de macrofaune associés.

3.2.6. Bactéries

L'étude de l'abondance et de la production bactériennes dans treize des dix-huit stations a fait l'objet d'un travail de D.E.A. (Fouquet, 1995) entre janvier et juin 1995.

Les prélèvements sont effectués à l'aide de seringues coupées (3.5 cm de diamètre, 60 cc) et enfoncées d'environ 10 centimètres dans le sédiment. Cinq réplicats sont réalisés au sein des stations suivantes : 11, 13, 14, 15 — 20 — 31, 32, 33, 34 — 51, 52, 53, 54, les carottes ainsi récoltées et obturées sont maintenues en position verticale, à l'abri de la lumière et ramenées au laboratoire dans les deux heures suivant le prélèvement.

3.2.7. Paramètres physico-chimiques

3.2.7.1. Granulométrie

Un échantillon de sédiment est récolté par carottage (carottiers en PVC, utilisés pour récolter la petite macrofaune). Le point de prélèvement est défini aléatoirement au sein de la station. Le carottier est hermétiquement clos sous l'eau et ramené en l'état au laboratoire. La récolte est faite en novembre 1993 indépendamment des collectes de macrofaune, lors d'un passage sur chaque station, dans la même semaine.

3.2.7.2. Potentiel d'oxydo-réduction des sédiments

Un échantillon de sédiment est précautionneusement récolté par carottage (carottiers en PVC, aussi utilisés pour récolter la petite macrofaune ; diamètre : 5.5 cm). Le carottier est hermétiquement clos sous l'eau et ramené sur le pont du bateau pour analyse directe. Cette démarche est renouvelée pour trois réplicats récoltés aléatoirement sur la station. Les mesures ont été réalisées en septembre 1995, sans autre réplification temporelle.

3.2.7.3. Autres variables

D'autres variables sont enregistrées lors de campagnes spécifiques de mai 1993 à janvier 1995. Les dates de sorties sur le terrain sont indiquées dans le Tableau 5 sous le label « $\phi-\chi$ ». Les variables concernées sont :

- ⇒ le taux de chlorophylle a (chl-a) et le taux de phaeopigments (phaeo), abordés précédemment sont inclus dans cette section « Autres variables » pour des raisons pratiques visant à alléger la description des matériels et méthodes;
- ⇒ le taux de particules passant sur un tamis de maille carrée 63 μm (appelées particules fines);
- ⇒ le taux de matière calcinable que nous considérerons dans la suite de ce document équivalent au taux de matière organique, sachant que ce n'en est qu'une estimation quantitative.

Ces trois variables sont étudiées par analyse de sédiments récoltés de façon identique. Des carottes sont récoltées aléatoirement dans les stations à l'aide de seringues coupées (diamètre 3.5 cm, section 9.6 cm²) enfoncées de quelques centimètres dans le sédiment. Pour chaque variable trois réplicats sont récoltés. Les conditions de stockage et transport sont les mêmes que celles des échantillons destinés aux analyses microbiologiques (voir précédemment).

Remarque : la teneur en particules fines est une caractéristique granulométrique ; elle n'est cependant pas incluse dans la section traitant de la granulométrie (§ 3.2.7.1) car son étude (modes d'échantillonnage et d'analyse) est réalisée conjointement — et selon les mêmes modalités — à celle des variables chlorophylle a, phaeopigments, et matière organique.

3.3. TRAITEMENT

3.3.1. Faune du sédiment

3.3.1.1. Tri et conservation

- *Grande macrofaune*

Les sédiments destinés à l'analyse de la grande macrofaune sont triés à l'eau de mer, dans un filet de maille carrée de 2 mm directement a bord ou au retour au laboratoire. Le refus de tamis est conservé dans un sac plastique, baignant dans du formaldéhyde à 5 % et stocké. Après quelques jours à quelques semaines de conservation, les sédiments sont soumis à élutriation pour récolter la faune présente : il s'agit de séparer des éléments organiques, peu denses, de la matière inorganique plus dense (Figure 8) ; un tri de vérification est réalisé à l'oeil nu sur l'ensemble de l'échantillon pour ramasser les animaux avec test calcaire et ceux ayant échappé au flux d'eau (animaux fixés ou autres). La faune récoltée est conservée dans l'alcool à 70°.

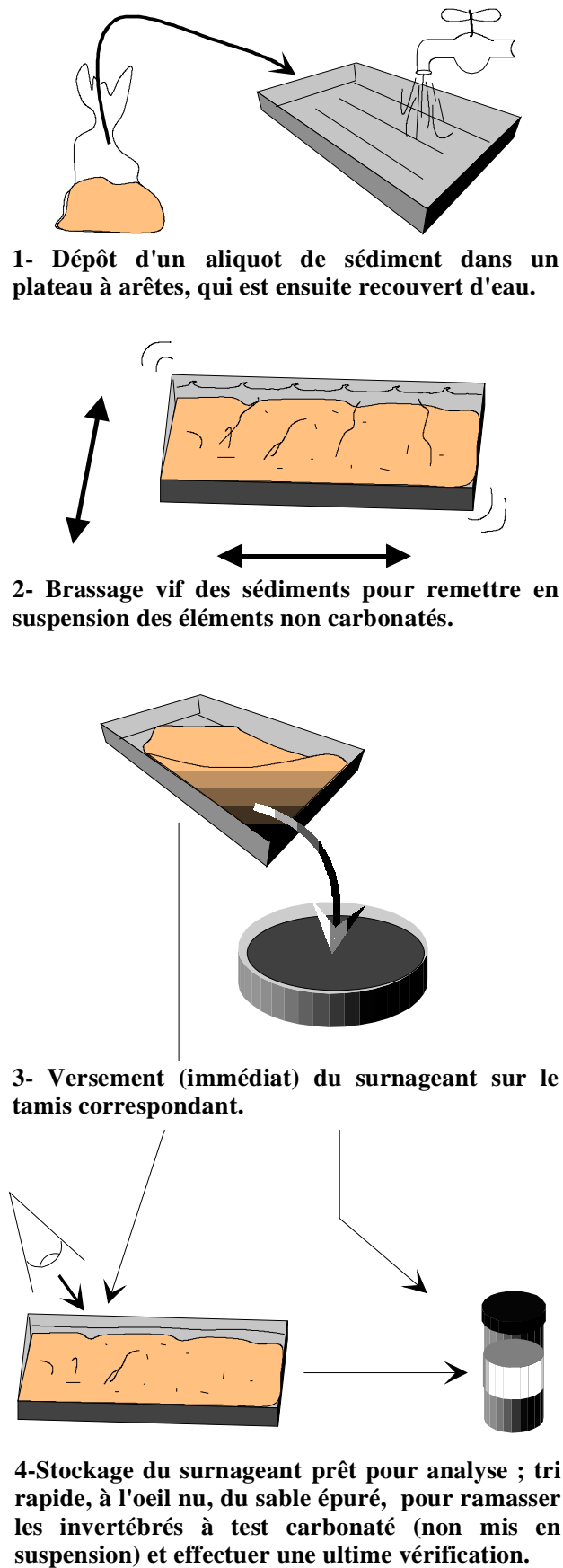


FIGURE 8 —. Schéma du protocole de tri des sédiments par élutriation.

- *Petite macrofaune*

Les sédiments destinés à l'analyse de la petite macrofaune sont recouverts de formaldéhyde à 5 %, brassés et stockés en l'état. Rapidement (quelques jours à quelques semaines), les sédiments sont soumis à élutriation au dessus d'une colonne composée de deux tamis ayant une maille carrée de 2 mm et 0.5 mm. Le refus léger (quelques cm³) récolté sur le tamis de 0.5 mm est conservé dans de l'alcool à 70° et coloré au rose bengale. Ce refus est trié sous loupe binoculaire. Les animaux récoltés sont à nouveau conservés dans l'alcool 70°.

3.3.1.2. Analyse

- *Identification*

Durant cette étape qualitative, les individus récoltés sont identifiés sous loupe binoculaire au plus bas taxon possible. Au cours de l'étude, une partie d'entre eux constitue une collection de référence qui est ensuite répartie entre divers spécialistes pour identification ou validation : J. Poupin, P. Noël et A. Crosnier (Muséum national d'histoire naturelle) pour les décapodes, R.B. Manning (United States National Museum) pour les stomatopodes, G. Richard (Université la Rochelle) pour les mollusques et P. Hutchings (Australian Museum) pour les polychètes, V. Dufour (École pratique des hautes études) pour les poissons, C. Payri (Université française du pacifique) pour les macrophytes. Etant donné les délais nécessaires à de telles identifications — dépassant le cadre d'une recherche doctorale — une partie des résultats est consignée sous forme de numéros de taxons, notamment à propos des espèces de polychètes. Les polychètes et certains décapodes seront déposés dans des muséums à l'issue des dernières analyses.

- *Dénombrement*

Parallèlement, les individus de chaque échantillon sont dénombrés : soit 360 flacons représentant chacun l'échantillonnage d'environ 0.1 m² pour la grande macrofaune et 134 pour la petite macrofaune (trois réplicats dépouillés dans la série de janvier 1995) représentant chacun l'échantillonnage d'environ 0.01 m². Les densités sont traduites en individus par mètre carré (ind./m²).

- *Détermination de la biomasse*

Après avoir été identifiée, une partie des individus est utilisée pour déterminer le poids moyen individuel (figure 9) au niveau de différents taxons allant du phylum à l'espèce. Des lots d'individus de même taxon sont séchés à l'étuve (60 °C) pendant 48 h. Ils sont pesés (PS) sur une balance Perkin Elmer AD4 autobalance (précision 0.2 µg) avant d'être calcinés dans un four à moufle (Thermolyne Furnace 48 000) à la température de 550 °C pendant trois heures (Baron *et al.*, 1993). Une seconde pesée définit le poids calciné (PC). La différence donne une estimation du poids sec sans cendres (PSSC) exprimé en mg :

$$PSSC = PS - PC$$

respectivement AFDW, DW et ADW du vocabulaire anglo-saxon.

La mesure est exprimée avec une précision de 0.001 mg pour les échantillons de petite macrofaune et 0.01 mg pour ceux de grande macrofaune.

Le nombre d'individus utilisés pour établir ces poids de référence dépend de la quantité effectivement disponible au sein des échantillons, variant de quelques uns à quelques centaines. Les taxons trop peu représentés pour permettre l'établissement d'un poids moyen individuel propre se voient attribuer celui du taxon le plus proche sur les plans phylogénique et morphologique. Par exemple, le poids moyen individuel d'un stomatopode récolté sur tamis de 2 mm a été assimilé à

celui des brachyours triés sur la même maille. Les individus de taille supérieure ou égale à 20 mm ont été systématiquement pesés.

La biomasse moyenne sur cinq réplicats de 0.1 m² est converti linéairement en biomasse par mètre carré. Cette démarche a été analysée au § 3.1.2.

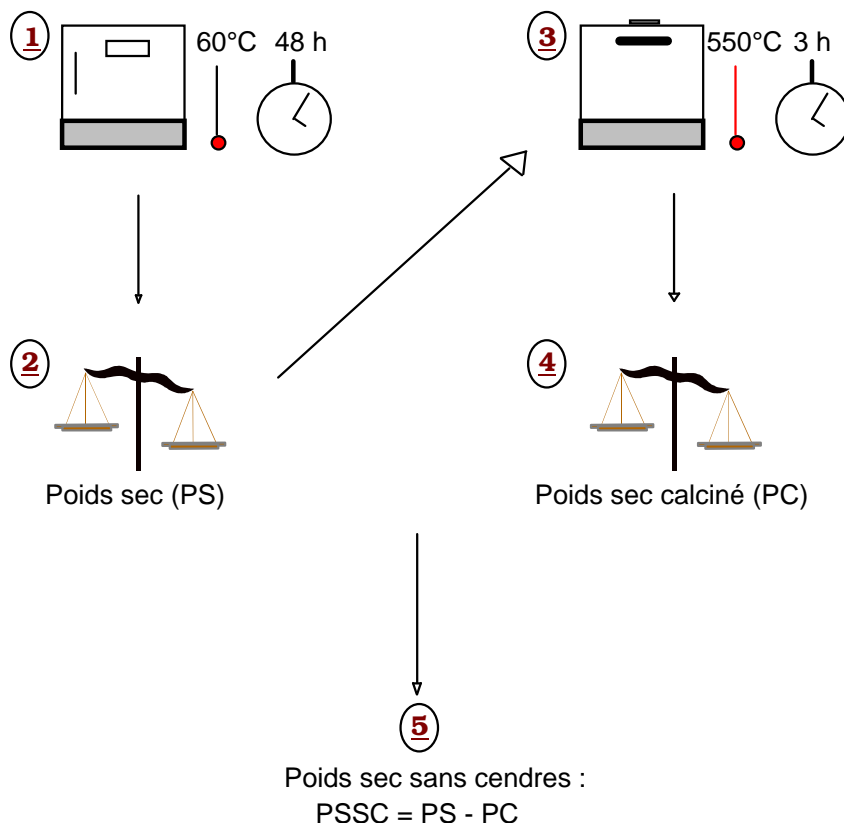


FIGURE 2 —. Résumé du protocole utilisé au cours des travaux pour déterminer les masses de sédiment ou les biomasses

• Estimation de la production

La production secondaire de la macrofaune est estimée à partir d'équations relevées dans la littérature. Deux méthodes sont confrontées afin de cerner leur validité pour les échantillons du lagon de Tahiti.

La première est celle d'Edgar (1990) qui a établi des équations à partir des résultats de taille, densité et biomasse de divers jeux de données de la littérature (Japon et Australie), endofaune et épifaune. Les équations sont du type $\log(P) = \log(a) + b \times \log(B) + c \times \log(T)$, où P est la production secondaire journalière, B la biomasse (μg), T la température fixée à 29 °C ici et a, b, c des coefficients fonction du groupe taxonomique abordé et du stade de développement. Nous avons retenu les coefficients du cas général, c'est-à-dire sans distinction du groupe taxonomique ou du stade de développement des individus. En effet, d'une part la faible taille générale des individus récoltés nuit à la détermination fiable des stades de développement, d'autre part la comparaison avec la seconde méthode (paragraphe suivant) ne tenant pas compte du groupe taxonomique, la même démarche est adoptée, afin de pouvoir comparer les méthodes. La formule devient donc :

$$\log(P) = -2.31 + 0.80 \times \log(B) + 0.89 \log(29).$$

La seconde méthode est celle de Riddle *et al.*, (1990) — qui ont aussi procédé à partir d'équations allométriques — synthétisée à partir de la littérature. La formule de production de biomasse est :

$$P = 0.8039 \times R^{0.8262}$$

où P est la production (Kcal/m²/an) et R la respiration (Kcal/m²/an) ; avec $R = 7.0 \times W^{0.75}$, R en nlO₂/ind/h et W poids individuel (µg PS).

Les résultats sont convertis en Kcal/m²/an dans les deux cas par une série de facteurs :

1 g PS = 0.9 g PSSC (Waters 1977 in Riddle *et al.*, 1990)

1 g matière organique (PSSC) = 5 Kcal (Crisp 1971, in Riddle *et al.*, 1990)

1 g carbone = 10 Kcal (Crisp 1971, in Riddle *et al.*, 1990)

1 l O₂ = 4.83 Kcal (Miller *et al.*, 1971, in Riddle *et al.*, 1990)

1 cal = 4.2 J

● Traitements numériques

Les moyennes sont généralement accompagnées de leur erreur standard (anglicisme pour erreur type) notée S.E. :

$$S.E. = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$$

avec σ écart-type de la moyenne de l'échantillon et n nombre de réplicats.

L'erreur standard caractérise l'estimation de l'écart-type de la distribution d'échantillonnage de la moyenne. La notation utilisée ici est « moyenne \pm S.E. » :

$$\mu \pm \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$$

μ est la moyenne de l'échantillon

Pour obtenir l'intervalle de confiance réel, il faut multiplier la S.E. par un coefficient z, fonction du risque α choisi (avec $\alpha = 0.05$, $z = 1.96$). A condition que la population étudiée soit normale (si n supérieur à 30), ce qui est généralement le cas dans les calculs abordés dans ce travail :

$$I.C. = \mu \pm z^* \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$$

où I.C. représente l'intervalle de confiance.

L'analyse de variance a été utilisée pour mettre en évidence les effets saisonniers sur la biomasse, la densité, et la dominance des taxons majeurs. L'homoscédasticité et la normalité des variances sont vérifiées par un test de Bartlett. Lorsque l'homogénéité des variances n'est pas respectée les données sont transformées selon la formule $\log(x+1)$ — pour les densités — ou $\log(x)$. Si cette transformation ne permet pas de respecter les conditions d'utilisation de l'ANOVA, l'analyse est réalisée avec un test de Kruskal-Wallis (analyse de variance non-paramétrique).

La détection des sources de variation dans le groupe d'échantillons est effectuée *a posteriori* par le test de comparaisons multiples de Newman et Keuls qui a l'avantage de posséder un taux d'erreur intermédiaire pour les deux types d'erreurs α (α_e et α_c). Ces erreurs s'opposent à propos de la sensibilité aux petites différences entre les moyennes (forte avec α_e , faible avec α_c) et du nombre attendu de différences déclarées à tort significatives (fort avec α_e , faible avec α_c). Pour plus de détails sur les tests de comparaisons multiples voir Scherrer (1984).

Les analyses multivariées (ou multidimensionnelles) utilisées sont les groupements (dendrogrammes) ou les ordinations en espace réduit (analyse en composantes principales — ACP), tenant compte du caractère quantitatif des données). Très sommairement, le principe de telles analyses est de traduire une matrice de variables quantitatives hétérogènes dans un espace réduit à quelques dimensions (deux ou trois pour une meilleure interprétation) afin de dégager une structure

simple dans les données (Legendre et Legendre, 1984). Les conditions d'application sont décrites pour chaque analyse réalisée.

Les groupements utilisés dans ce travail agglomèrent hiérarchiquement les éléments d'une matrice en fonction de leur distance. Celle-ci est calculée selon la méthode à liens complets dans laquelle la fusion de deux groupes dépend de la paire d'objets les plus distants. Cette méthode met en évidence des groupes ayant des discontinuités marquées (Legendre et Legendre, 1984).

• *Mise en évidence de la diversité*

Les indices servent à caractériser la composition des communautés. Ils sont une forme synthétique de l'information complexe qu'englobe le concept de la diversité. L'indice généralement utilisé dans les études d'écologie benthique est l'indice H' de Shannon-Wiener :

$$H' = -\sum p_i \times \log(p_i)$$

où $p_i = n_i / \sum n_i$: i nombre de taxons, n_i densité de l'espèce i . Le logarithme est en base 2.

Cependant, puisque le calcul de H' à partir des biomasses (au lieu de densités) est plus adapté à une étude fonctionnelle de l'écosystème (Peterson, 1979 ; Frontier et Pichod-Viale, 1993 ; Warwick, 1993), c'est cette démarche qui est adoptée pour la suite du travail.

L'usage de ce type d'indice, bien que courant, est critiqué par de nombreux auteurs³. Le reproche principal fait à l'utilisation de l'indice H' est son incapacité à mettre en évidence les variations antagonistes de la richesse et de l'équitabilité — cette dernière variable traduit la répartition des individus au sein des taxons rencontrés — (éléments constituant l'indice H' ; Scherrer, 1984 ; Diaz, 1992). En effet, une même valeur de H' peut dériver d'un ensemble de combinaisons différentes de richesse et équitabilité. Utiliser uniquement l'un de ces deux composants conduit à une perte importante d'information (Qinghong, 1995). Aussi, nous privilégierons un cumul de méthodes graphiques qui permettent d'exposer les données visuellement.

La première méthode graphique correspond au modèle DIMO (Diversity Monitoring) créé par Qinghong (1995), à partir d'exemples en écologie végétale. Sommairement, il s'agit d'un indice calculé sur la base des indices H' , α (« evenness » ou équitabilité ou régularité) et nombre de taxons. Il pallie ainsi l'inconvénient principal de l'indice H' . Par rapport à celui de Shannon-Wiener, cet indice donne plus de poids à la richesse qu'à l'équitabilité. Une représentation en deux dimensions (Figure 10) permet une ségrégation nette des stations.

L'indice Q est la longueur du vecteur (flèches), qui dépend de la richesse et de l'équitabilité. Les communautés Q4, Q5 et Q2 diffèrent en richesse mais ont la même diversité H' , inversement pour Q1, Q2 et Q3 ; dans tous les cas l'indice Q prend une valeur spécifique. La ligne diagonale traduit la diversité et l'équitabilité maximales, l'angle α traduisant la régularité.

³ voir discussion page 114.

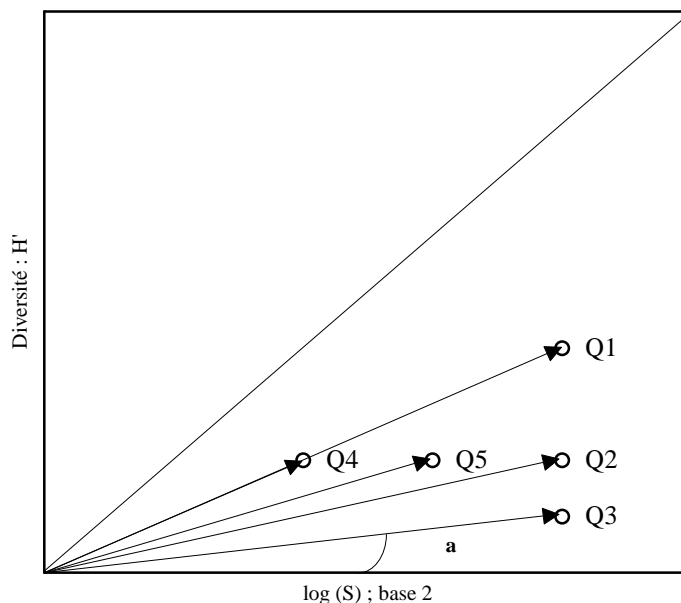


FIGURE 10 —. Représentation de l'indice Q basé sur le modèle DIMO (Qinghong, 1995), détermination graphique de la diversité.

La deuxième application est la méthode classique des diagrammes rang-fréquence de Frontier (1976). Elle est utilisée ici avec les valeurs de biomasse de la grande macrofaune. Elle est réalisée, d'une part afin de cerner les taxons importants et les taxons rares, d'autre part afin de donner une idée de l'état de l'écosystème, par l'interprétation de la forme générale des courbes.

Une dernière méthode est utilisée afin de mettre en évidence la contribution des divers taxons à la diversité de la station ou de l'écosystème lagunaire entier, sur des critères de densité. Cette méthode est inspirée de celle établie par Lam Hoai *et al.* (1987), mise au point pour une étude sur le zooplancton confrontée à la nécessité d'écarter les espèces rares. Il s'agit de calculer la contribution d'un taxon k à la diversité locale (intra-station) ou globale (inter-zone) par la formule

$$C = \frac{|H'_1 - H'_2|}{H'_1}$$

avec H'_1 : diversité (indice de Shannon-Wiener) de la station (contribution locale) ou de l'ensemble des stations confondues (contribution globale) calculée avec tous les taxons présents ; H'_2 : diversité recalculée sans le taxon k considéré, soit $H'_2 = H'_1 - H'_k$.

Le résultat peut être exprimé en pourcentage de contribution du taxon au niveau considéré, écosystème entier (global) ou station (local).

3.3.2. Traces de bioturbation

Les photographies sont projetées sur un écran quadrillé de soixante-quatre unités. Les orifices construits présents à la surface des sédiments peuvent être comptabilisés sur les diapositives lorsque leur taille est supérieure à 5 mm. Ces orifices sont considérés comme des entrées ou sorties de terriers occupés ou abandonnés récemment. Ils sont comptabilisés globalement et leur densité est exprimée en terriers/m².

3.3.3. Peuplements de macrophytes et coraux

Les photographies sont projetées sur un écran quadrillé de soixante-quatre unités. Les genres de coraux présents sont identifiés et leurs taux respectifs de recouvrement sont estimés à partir du quadrillage : les taux sont convertis en pourcentage pour la suite des calculs.

Contenu des carottiers pour macrophytes

Les algues et phanérogames sont récoltées par l'intermédiaire des carottiers destinés à l'échantillonnage de la grande macrofaune (diamètre de 11.6 cm). Elles sont identifiées puis mises à sécher à l'étuve (60 °C) pendant 48 h, pesées (balance Sartorius, précision 0.01 g). Le PSSC est obtenu selon la même méthode que pour l'estimation de la biomasse de la macrofaune (cf. 3.3.1.2.□. page 47).

3.3.4. Peuplements bactériens

Les variables étudiées sur le plan microbiologique sont l'abondance, la biomasse et la production aérobie bactériennes. De tels objectifs ont nécessité la mise au point de méthodes adaptées aux sédiments coralliens et basaltiques de l'île de Tahiti. La méthode utilisée pour quantifier la production de biomasse bactérienne est détaillée par Fouquet (1995).

Le premier centimètre de chaque carotte est isolé, puis les cinq unités ainsi obtenues sont regroupées et homogénéisées pour les analyses suivantes :

3.3.4.1. Dénombrement bactérien

Les dénombrements des effectifs bactériens ont été réalisés par comptage direct de la totalité des cellules bactériennes au moyen de la microscopie en fluorescence (Hobbie *et al.*, 1976). Les bactéries sont colorées à l'aide d'un fluorochrome (4',6-diamidino-2-phenylindol ou DAPI) qui se fixe sur l'ADN (Porter et Feig, 1980). Le complexe ainsi formé fluoresce en bleu à des longueurs d'ondes supérieures ou égales à 390 nm, et rend les bactéries observables par microscopie en fluorescence.

La méthode adoptée, et exposée au paragraphe suivant, est le traitement au pyrophosphate de sodium (Na PPI) et ultrasons (US). Elle est couramment employée (Velji et Albright, 1986 ; Kaplan *et al.*, 1992 ; Starink, 1995 ; Epstein et Rossel, 1995). La variabilité des types de sédiments fait qu'il n'existe pas de protocole standard pour ce type d'étude. D'autre part, les stations étudiées comportent à la fois des sédiments calcaires et basaltiques ayant des propriétés physiques très différentes.

Etapes du protocole expérimental suivi :

1. Echantillonnage de 2 ml sédiments auxquels sont ajoutés 20 ml NaPPI (10 mM, formolé à 2 % final).
2. Les échantillons sont alors stockés au réfrigérateur (4 °C) pendant 20 minutes.
3. Traitement aux ultrasons pendant 180 s (sonde Vibracell 600 W, N=20 kHz, Diamètre sonde =3 mm, amplitude = 190 µm) à puissance 4/10 et émission à 50 % du cycle actif pour éviter l'échauffement des échantillons.
4. Prélèvement de 20 µl, dilution 10 fois si nécessaire, et ajoutés à 5 ml d'eau formolée.
5. Filtration du mélange sur tourelle montée avec sous-filtre Whatman (nitrate de cellulose, porosité 0.8 µm) et filtre Nucléopore (polycarbonate, porosité 0.2 µm) coloré au noir d'Irgalan pour limiter la fluorescence

du filtre. La filtration est effectuée sous faible dépression (< 10 cm Hg) pour assurer une répartition homogène des bactéries sur le filtre Nucléopore.

6. La filtration est arrêtée pour ajouter du DAPI (10-5 g/g, concentration finale) aux 0.5 ml de mélange. Le colorant agit pendant 5 minutes. La filtration est ensuite achevée.
7. Le filtre est monté entre lame et lamelle avec de l'huile à immersion non fluorescente. Les lames sont observées au microscope à épifluorescence, grossissement 1 250.

Le dénombrement des bactéries se fait à l'aide d'un réticule de 10 x 10 carreaux (côte 10 µm chacun) dont 19 carreaux contigus sont choisis pour les comptages. Un champ de 19 carreaux contigus constitue une unité ; les déplacements de la lame et, par conséquent, la définition de chaque champ se fait de manière aléatoire. Le dénombrement doit porter sur 400 bactéries et 20 champs au moins, ce qui confère une précision théorique de 10 % (Kirchman *et al.*, 1982). L'abondance totale N (bactéries/l) est exprimée par la formule suivante :

$$N = n \times A \times \frac{1000}{V}$$

avec

n : nombre total de bactéries comptées

A : rapport *surface du filtre / surface observée* ou $1.82 \times 10^8 / (nb \text{ champs} \times nb \text{ carreaux par champ})$

V : volume filtré (ml)

Le poids de sédiment en g/ml est déterminé à chaque station afin de convertir les densités en unité 10^9 cellules bactériennes/g sédiment sec.

Remarques : les particules de sédiment peuvent provoquer un masquage des bactéries qui y sont fixées, induisant une difficulté de lecture au microscope et une sous-estimation de l'abondance totale. Divers traitements physiques et chimiques permettent la dispersion des bactéries dont le passage aux ultrasons. Le temps de sonication établi à 180 s permet de traiter de façon optimale les différents types de sédiments du lagon de Tahiti. Les ultrasons permettent de détacher les bactéries des particules de sédiment : sans ce traitement, les abondances sont sous estimées d'un facteur 5. La méthode à acide acétique + broyage généralement utilisée pour les sédiments coralliens (Moriarty, 1986 ; Hansen *et al.*, 1987 ; Johnstone *et al.*, 1990 ; Hansen *et al.*, 1992 ; Pollard et Kogure, 1993) s'est révélée inadaptée aux conditions de ce travail, notamment avec l'usage du DAPI.

3.3.4.2. Mesure de la production de biomasse bactérienne

La quantification de la production bactérienne est réalisée par l'étude de l'incorporation de Thymidine marquée au niveau de l'ADN bactérien.

Les valeurs de production sont converties en unité mgC/m²/an. Pour cela le coefficient de Lee et Furhman (1987) — 20×10^{-15} gC/cellule bactérienne — permet de passer de l'unité cellules à l'unité gC. Les résultats annuels sont extrapolés à partir des résultats journaliers obtenus de février à mai 1995 (trois séries pour les stations 13 et 14, deux séries pour les zones d'Arue — stations 15 et 14 — et d'Outumaoro, une série pour les zones du Port et de Mahaena).

3.3.5. Paramètres physico-chimiques

3.3.5.1. Granulométrie

La carotte prélevée est déposée, avec son surnageant dans un récipient est mise à sécher pendant 48 h avec brassage périodique. L'ensemble sec est homogénéisé. Environ 100 grammes sont prélevés aléatoirement et pesés.

Un lavage de cette partie aliquote est réalisé sur un tamis de 63 μm . Le reliquat séché et homogénéisé comme décrit précédemment est pesé. Il est ensuite passé sur une colonne de tamis, montée sur une machine à vibrer, pendant 60 minutes. La fraction récoltée sur chaque tamis est pesée (précision 0.001 g).

Les tamis constituant la colonne ont des mailles carrées de (en mm): 4 ; 2 ; 1 ; 0.5 ; 0.315 ; 0.250 ; 0.160 ; 0.125 ; 0.100 ; 0.063.

Les courbes cumulatives semi-logarithmiques présentées dans l'Annexe 1 sont du type de celles couramment utilisées en sédimentologie (Weydert, 1971 ; Chevillon, 1990 ; Gout, 1991). Elles portent en ordonnée les pourcentages cumulés des refus de chaque tamis, en abscisse la dimension des particules en échelle logarithmique. Les valeurs en abscisse, décroissantes, sont exprimées en $\log(\phi)$ ou $\log(\text{mm})$: la relation entre les deux échelles ϕ et mm étant donnée par la formule de Krumbein (1936) :

$$x[\text{en } \phi] = - \frac{\log(x[\text{en mm}])}{\log(2)}$$

Les courbes permettent le calcul de paramètres de position : les fractiles. Ils sont utilisés notamment pour déterminer des indices de classement. Parmi ceux-ci nous utiliserons la taille moyenne du sédiment telle qu'elle est définie par Folk et Ward (1957) :

$$T_m = \frac{\phi_{16} + \phi_{50} + \phi_{84}}{3}$$

Cet indice rend mieux compte de la distribution du sédiment dans les différentes classes de tailles que ne le fait la médiane. D'autre part la taille moyenne selon Folk & Ward (1957) a été préférée à celle de Weydert (1971) utilisée par les auteurs français car cette dernière paraît influencée par les plus grandes classes de taille (>3 mm), alors que cette dérive est compensée par la transformation logarithmique des premiers auteurs. Nous exprimons les données en millimètres.

3.3.5.2. Potentiel d'oxydoréduction des sédiments

Chaque carottier (diamètre : 5.5 cm) rempli est fixé sur un bâti articulé permettant l'enfoncement centimétrique régulier et contrôlé d'une électrode à fil de Platine branchée sur un appareil de mesure pH-Eh (Ponselle Mesure). La sonde est enfoncée centimètre par centimètre : le temps de stabilisation pour la lecture est fixé, après essais, à 45 s. Le temps de mesure est limité, à la fois pour agir sur le coût horaire des sorties, mais aussi pour minimiser l'évolution chimique des carottes analysées durant la période de mesure.

Selon Bågander et Niemistö (1978) l'état d'oxydoréduction d'un sédiment est le résultat de processus biologiques et chimiques, réversibles ou non, parmi lesquels entre la dégradation de la matière organique par activité bactérienne. Il est traduit par un potentiel électrique Eh (en référence à une électrode à Hydrogène H_2). Les valeurs lues sur l'appareil représentent un potentiel mesuré

avec une électrode de référence à AgCl : pour obtenir des valeurs Eh il faut convertir la valeur initiale selon la formule,

$$A[H_2] = A[AgCl] + 196 - 0.380 \times t - 0.001 \times t^2,$$

où A est le potentiel (en mV), t la température du milieu (en degrés C) ; ce qui correspond à environ +186 mV à 28 °C.

Remarque : le potentiel d'une électrode normale à Hydrogène est $A[H_2]=0$.

3.3.5.3. Autres variables

Le premier centimètre de chaque carotte de sédiment récoltée est tranché, référencé et enfermé dans un sac en plastique pour être congelé jusqu'à analyse. Avant emballage tout élément macrophytique ou macrofaunistique visible est retiré pour éviter des biais dans les résultats des mesures. Les tranches destinées à l'analyse de la chlorophylle et pigments dégradés sont protégées de la lumière.

- *Chlorophylle active, pigments dégradés et carbone phytobenthique*

L'analyse de la concentration en chlorophylle dans les sédiments est effectuée par méthode fluorométrique, d'après le protocole de Holm-hansen *et al.*, 1965. L'étalonnage du fluorimètre Turner modèle 111 respecte la méthode de Jeffrey et Humphrey (1975).

Etapes du protocole expérimental suivi :

1. Les tranches du premier centimètre de sédiment congelées (poids moyen d'environ 2 g) sont broyées dans un mortier. Le broyat est versé dans un tube à essai avec un volume de 5 ml d'acétone.
2. Le mélange est agité puis traité aux ultrasons (sonde Vibracell 600 W, N = 20 kHz, Amplitude = 190 μ m) : puissance de sortie réglée à 3/10 et émission à 50 % du cycle actif pour éviter l'échauffement des échantillons (qui sont par ailleurs entourés de glace).
3. Le contenu ainsi traité est laissé à décantation pendant 12 h.
4. Le surnageant est filtré sur filtre GF/F (diamètre 2.5 cm).
5. La lecture au fluorimètre des échantillons (purs ou dilués selon la capacité de lecture) est effectuée ; puis lecture des mêmes échantillons après acidification à HCl 0.5 N (50 μ l).

Les formules utilisées pour le calcul de la teneur en chlorophylle et en phaeopigments (pigments dégradés) sont les suivantes :

$$Chl = \frac{F - Fa}{\frac{1}{k} - \frac{1}{kk'}} \times \frac{v}{V}$$

$$Phaeo = \frac{\frac{Fa}{k} - \frac{F}{kk'}}{\frac{1}{kk'} \times \left(\frac{1}{k} - \frac{1}{kk'} \right)} \times \frac{v}{V}$$

Les résultats concernant le carbone phytobenthique sont extrapolés à partir de la teneur en chlorophylle a, d'après la conversion de Chardy et Clavier (1988b) :

$$C\text{-phyto} = 30 \times \text{Chl-a}$$

avec C-phyto : Carbone phytobenthique et Chl-a : Chlorophylle a

- *Particules fines (< 63 µm)*

Pour chaque campagne, chaque station et chacun des trois réplicats, la tranche de sédiment est traitée comme en première partie d'analyse granulométrique : séchage (60 °C, 48 h), première pesée, lavage sur 63 µm, séchage (60 °C, 48 h), deuxième pesée. La différence entre les deux poids (PS et PSSC) obtenus et exprimée en pourcentage représente la teneur en vases.

- *Matière calcinable*

Pour chaque campagne, chaque station et chacun des trois réplicats, la tranche de sédiment est traitée suivant le même processus de pesage/séchage/calcination d'un échantillon de macrofaune ou d'algues (figure 9).

3.4. SCHÉMA DE SYNTHÈSE DES PHASES D'ÉCHANTILLONNAGE ET ANALYSE (FAUNE)

(Page suivante)

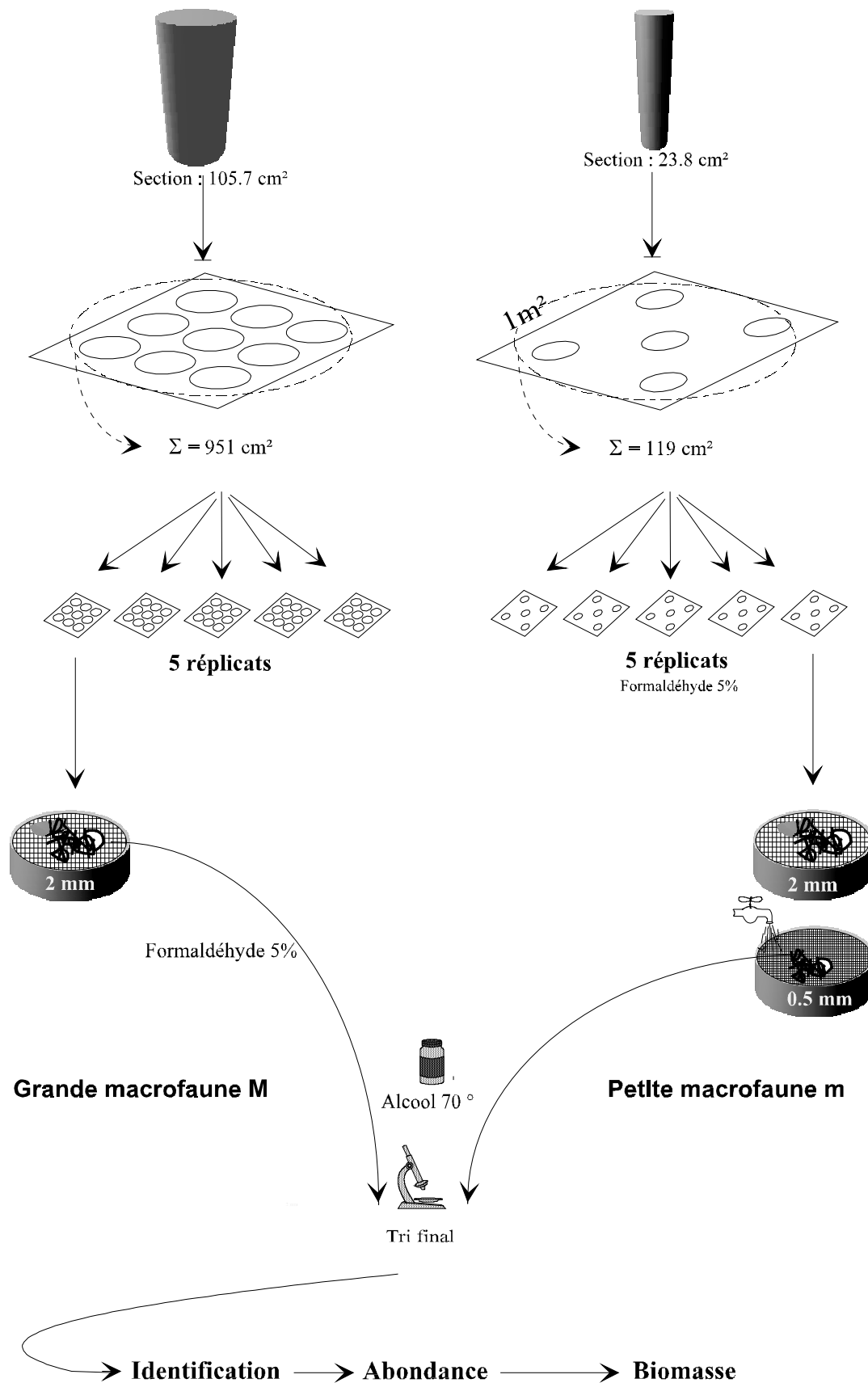


FIGURE 11 —. Schéma de synthèse des phases d'échantillonnage et d'analyse des deux types de macrofaune. Grande et petite macrofaune sont échantillonnées selon la même méthode mais avec des paramètres distincts. La grande macrofaune est recueillie sur tamis de 2 mm. La petite macrofaune est recueillie entre les tamis 2 mm et 0.5 mm.

3.5. COMMENTAIRES SUR L'ÉCHANTILLONNAGE DE LA FAUNE

3.5.1. Biais

La connaissance préalable des lagons de l'île de Tahiti a permis de stratifier les zones d'échantillonnage principalement selon des facteurs géomorphologiques et anthropiques⁴.

Au sein de chaque station, les peuplements et paramètres physico-chimiques sont échantillonnés aléatoirement afin de permettre l'application de tests statistiques paramétriques (Frontier 1983). L'inférence statistique permet d'apporter de l'information sur la population à partir de l'échantillon récolté. Cependant, les techniques liées à cette démarche introduisent un biais, toujours difficile à estimer.

Pour l'étude des peuplements son origine est multiple :

- ⇒ il peut être introduit par l'engin de récolte (carottier) ; par exemple la mégafaune rencontrée ne pouvait être échantillonnée par les carottiers, ceux-ci couvrant de trop faibles superficies (450 cm² par unité) ; ce biais a donc été compensé par une étude annexe de comptage de mégafaune (page 43) ;
- ⇒ il peut être introduit par la technique d'échantillonnage et des facteurs humains ; ainsi, les différentes configurations géomorphologiques telles la profondeur de la couche meuble et sa granulométrie, et l'hydrodynamisme agissant sur la stabilité du plongeur, influent sur la qualité du carottage en termes de profondeur de prélèvement, célérité, pertes lors du retrait de l'engin ; de même certaines espèces vagiles (notamment crustacés et poissons) peuvent fuir devant l'engin, ce qui rend la célérité du prélèvement nécessaire pour limiter le biais dans les études de macrofaune ; une étude parallèle sur des polychètes spionidés des plages basaltiques de Tahiti (Frouin *et al.*, soumis) a révélé le rôle de ce facteur dans de tels types d'études ;
- ⇒ enfin il apparaît aussi au niveau du traitement physique des échantillons et des données (erreurs de saisie) ; en ce qui concerne le traitement physique des échantillons, le biais se traduit essentiellement par des pertes ou altérations du matériel vivant et sous-estimations d'abondance au niveau des différentes étapes de tri (Figure 12): tri dans filet de 2 mm de vide de maille pour la grande macrofaune et tri à l'oeil nu (problèmes des espèces endolithiques notamment sipunculien), tri avec courant d'eau et sous loupe binoculaire pour la petite macrofaune.

La Figure 12 montre que lors d'une campagne de macrofaune, une certaine quantité d'individus est perdue à cause de la méthode utilisée. La perte représente en moyenne 7 ± 2 individus par station (moyenne \pm erreur standard, $n = 5$) lors de la première étape de tri. Rapportée aux densités collectées ces pertes sont négligeables, dans le cadre de cette étude. Cette perte est liée aux peuplements présents dans la station étudiée : ce sont essentiellement les individus à corps vermiformes et fragiles qui sont concernés. Les peuplements de chenaux (stations de type 3) sont donc plus sensibles, en valeur absolue, à ce phénomène puisque globalement plus riches et surtout plus riches en individus vermiformes.

D'autre part les altérations physiques importantes (perte des antennes, du pygidium,...) conduisent à une perte d'information pour l'identification des individus.

⁴ cf. 3.2.1 page 36.

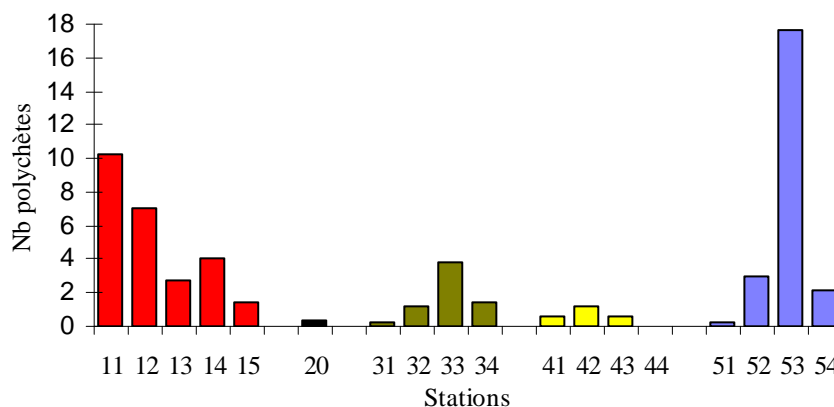


FIGURE 12 —. *Sous estimation de l'abondance liée à la méthode. Variabilité des pertes selon la station étudiée - cas des invertébrés vermiformes (essentiellement polychètes) écrasés sur les mailles du filet de 2 mm. Nombre total par 0.5m² (1 station) étudiés. Campagne 3 - janvier 1994.*

3.5.2. Précision

L'échantillonnage basé sur cinq réplicats de 0.1 m² par station fournit une précision variable en fonction de la station et du facteur considéré.

Le choix de la surface échantillonnée et du nombre de réplicats a été fait en fonction de la littérature qui préconise généralement 0.1 m² et cinq réplicats, voire trois, dans tous les types de sédiments (Ferraro *et al.*, 1994). Les courbes aire échantillonnée en fonction du nombre d'espèces cumulées réalisées lors de la phase de pré-échantillonnage révélaient un nombre optimal de réplicats très supérieur à 5. Les coûts financier et horaire nous imposaient un nombre maximal de cinq réplicats.

L'effort de l'échantillonnage (n : nombre de réplicats) est calculé à partir de la moyenne (\bar{x}) et de la variance (S^2) de la variable considérée, selon la formule d'Elliott & Décamps (1973) :

$$n = \frac{S^2}{D^2 \times \bar{x}^2}$$

où D est la précision recherchée, généralement fixée à 20 ou 25 % en écologie pour l'étude globale des peuplements (Frontier, 1983).

A posteriori, le nombre optimal de réplicats (0.1 m²) pour obtenir une précision de 20 % sur la mesure est fourni par le Tableau 7 pour différentes variables (biomasse, abondance et richesse taxonomique).

Alors qu'un maximum de trois réplicats suffit à l'obtention d'une telle précision pour les variables abondance et biomasse, sept réplicats sont nécessaires pour obtenir la même précision à propos de la richesse taxonomique (Tableau 7).

Le nombre de cinq réplicats correspond donc à un compromis permettant d'intégrer dans l'étude la diversité taxonomique (précision moyenne 72 %) et abondance et biomasse (précision supérieure à 100 %, sauf en 51, Mahaena frangeant), pour un coût raisonnable. Ainsi l'étude de la diversité taxonomique n'est pas négligée : le but de cette démarche étant d'éviter une perte d'information, qui pourrait masquer des effets peu perceptibles, (Kingston et Riddle, 1989).

TABLEAU 7 —. Nombre optimal de répliquats de 0.1 m² pour obtenir une précision de 20 %, et précisions effectives apportées par l'usage de cinq répliquats (trois dernières colonnes ; en %). les variables concernées sont l'abondance, la biomasse et le nombre de taxons, pour tous les échantillons de macrofaune > 2 mm récoltés.

Station	Abondance		Biomasse		Nb taxons		Précision effective		
	Moy.	S.E. n=5	Moy.	S.E. n=5	Moy.	S.E. n=2	Abondance	biomasse	Nb taxons
11	1.3	0.4	1.7	0.4	6.9	-	386	294	73
12	1.2	0.3	2.0	0.4	7.5	-	431	255	66
13	1.8	1.0	4.2	2.8	8.5	-	276	118	59
14	0.6	0.4	2.9	2.4	7.8	-	828	173	64
15	1.3	0.6	2.3	1.6	6.6	-	386	222	76
20	1.8	0.5	2.1	0.4	6.6	-	285	238	76
31	2.5	0.8	3.0	1.0	6.2	-	204	165	80
32	1.4	0.4	3.3	1.8	7.3	-	356	150	68
33	0.6	0.2	0.6	0.2	7.3	-	844	815	68
34	0.6	0.1	1.4	0.2	7.4	-	859	355	67
41	3.0	0.9	4.9	1.6	7.5	-	165	103	66
42	0.7	0.4	1.7	1.4	6.9	-	689	286	73
43	0.7	0.1	1.1	0.3	7.4	-	722	451	68
44	1.0	0.4	1.3	0.8	7.8	-	490	382	64
51	5.6	3.0	5.9	2.7	3.5	-	89	85	142
52	2.7	1.1	3.9	1.1	6.2	-	186	129	81
53	0.9	0.4	1.2	0.4	5.4	-	548	431	92
54	0.9	0.3	1.2	0.2	8.7	-	536	411	58
moyenne	1.6		2.5		7.0		460 %	281 %	72 %

4. RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

Ce chapitre présente les résultats acquis pour les diverses variables étudiées. Les aspects environnementaux y sont présentés et discutés. Ceux relatifs à la faune sont discutés et comparés aux informations apportées par les variables environnementales, dans une discussion finale située en fin de chapitre. Les variables traitées dans la section suivante « Environnement général » sont qualifiées dans la suite du texte de « variables environnementales », celles traitées dans la section 4.3 (Peuplements de macrofaune) sont notées « variables relatives à la faune ».

4.1. ENVIRONNEMENT GÉNÉRAL

4.1.1. Résultats

4.1.1.1. *Nature du substrat et granulométrie*

Dans chaque station, l'observation sur les 200 m² rend compte de la qualité et de l'importance relative des strates (voir chapitre matériel et méthodes).

- *Rapport substrat dur/substrat meuble*

Les stations de chenal (type 3) ne présentent pas de substrat dur (Tableau 8) dans l'aire d'étude fixée. En revanche, les stations situées près de la barrière (type 4) incluent au moins 10 % de substrat dur. Dans tous les cas, les sédiments représentent plus de 50 % de la surface étudiée, et généralement plus de 90 % ; Dans le complexe récifal le lagon est une zone d'accumulation détritique.

TABLEAU 8 —. *Recouvrement (%) par type de substrat dans les stations étudiées. A gauche, le pourcentage de substrat meuble, à droite celui de substrat dur. En gras : type dominant.*

Meuble - Dur	<u>Zone 1</u> (Arue)	<u>Zone 2</u> (Port)	<u>Zone 3</u> (Outumaoro)	<u>Zone 4</u> (Paea)	<u>Zone 5</u> (Mahaena)
<u>1</u> (frangeant)	100 - 0		90 - 10	90 - 10	10 - 90
<u>2</u> (transition)	100 - 0		100 - 0	60 - 40	90 - 10
<u>3</u> (chenal)	100 - 0	100 - 0	100 - 0	100 - 0	100 - 0
<u>4</u> (platier interne)	10 - 90		70 - 30	90 - 10	85 - 15

Est considérée comme substrat meuble toute surface couverte d'au moins cinq centimètres de sédiment : ainsi des fonds de la station 14 (barrière Arue) ou de la station 51 (frangeant Mahaena) sont répertoriés comme meubles malgré la présence sous-jacente d'une dalle calcaire (de quelques cm à quelques dizaines de cm de profondeur selon la position géographique).

- *Granulométrie*

Les représentations graphiques sont présentées dans l'Annexe 1 ; les valeurs brutes de refus par tamis pour chaque station dans l'Annexe 2. Le calcul de la taille moyenne Tm selon la méthode de Folk & Ward (1957) donne les résultats suivants (Tableau 9) :

TABLEAU 9 —. Taille moyenne (T_m) et dénomination (selon classification de Wentworth, 1922) des sédiments dans les stations - SG : sable grossier ; SM : Sable Moyen ; STF : Sable Très Fin ; VA : Vase.

	STATION	Taille moyenne (phi)	Taille moyenne (mm)	Type
Arue	11	1.11	0.464	SM
	12	4.53	0.043	VA
	13	4.38	0.048	VA
	14	0.55	0.682	SG
	15	3.76	0.074	STF
Port	20	4.99	0.032	VA
Outumaoro	31	1.27	0.414	SM
	32	3.63	0.081	STF
	33	3.48	0.090	STF
	34	0.22	0.860	SG
Paea	41	1.33	0.397	SM
	42	0.67	0.630	SG
	43	1.51	0.352	SM
	44	0.38	0.771	SG
Mahaena	51	0.04	0.971	SG
	52	1.80	0.287	STF
	53	3.21	0.108	STF
	54	1.00	0.500	SG

Ces résultats en mm sont triés par ordre croissant et présentés sous forme schématique (Figure 13).

Des ségrégations nettes apparaissent entre les divers types de stations (voir ci-dessus), c'est-à-dire entre les diverses structures récifales. La proximité du récif barrière induit des sédiments grossiers (SG) alors que les chenaux abritent des sédiments fins (STF). En position intermédiaire (SM) se trouvent les récifs frangeants.

Quelques cas particuliers sont dus à des conditions spécifiques. Ainsi, la station de récif frangeant de Mahaena (51) a un classement de type sable grossier et non sable moyen comme pour les autres stations de frangeant ; ce qui peut s'expliquer par un fort hydrodynamisme (exposition NE), favorisé par deux grandes passes agissant sur un frangeant étroit (15-20 m). A Mahaena encore, le chenal très profond (40 m) et très large (environ 700 m) associé à des courants généralement orientés vers les passes (voir schéma des stations), ne permettent probablement pas le transfert des bioclastes originaires de la barrière récifale vers le littoral et le récif frangeant. Les matériaux sont donc essentiellement arrachés à ce récif et rejetés rapidement sur la plage adjacente sans avoir connu un long cycle de dégradation comme celui qu'auraient subi des bioclastes dans un lagon moins ouvert. Dans la station 51 les sédiments ont donc toujours un aspect grossier.

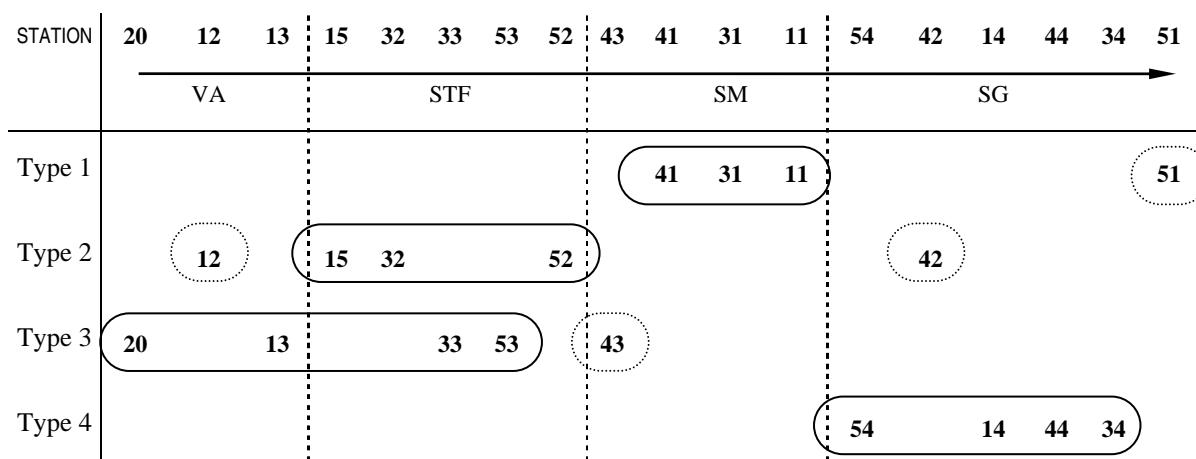


FIGURE 13 —. Tri des stations en ordre croissant par la taille moyenne (T_m) du sédiment. La ligne supérieure représente les stations sont triées par granulométrie croissante de la gauche vers la droite. Chacun des quatre types de stations (respectivement frangeant, transition, chenal et platier interne) apparaît entouré, dans une ligne distincte après translation des numéros de station correspondant.

Un autre cas particulier est observé au niveau de la zone de Paea (zone 4), qui ne possède pas de chenal géomorphologiquement différencié (profondeur de 2.5 m identique à celle des stations 2 ou 4). Ce quasi continuum contient des sédiments de type SM ou SG dans les quatre strates définies (frangeant ; transition ; chenal ; barrière), contrairement aux autres zones. La station de type 3 ne contient donc pas de STF ou VA mais du SM : l'accumulation détritique y est donc peu marquée. Les éléments bioclastiques se répartissent entre le platier interne du récif barrière et la zone de la plage sans que le chenal ne les accumule de façon prépondérante.

Enfin certaines stations sont représentées par des éléments de granulométrie très fine (VA). Il s'agit de la station du port (20) et des stations de transition (12) et de chenal (13) de la zone d'Arue.

• Teneur en éléments non carbonatés

La fraction insoluble par traitement à l'HCl est par hypothèse (simplificatrice) essentiellement constituée d'éléments terrestres, organiques ou sédimentaires. Ces apports sont essentiellement convoyés par les rivières adjacentes (voir cartes des sites). La part relative de ces fractions soluble et insoluble à l'HCl permet d'estimer, qualitativement, les apports terrigènes au niveau de chaque station étudiée (toutes sauf 11, 13 et 15).

L'étude de la couche superficielle (premier centimètre) peut être utilisée pour montrer la variabilité saisonnière des apports (Figure 14) alors que l'analyse des sédiments sous-jacents (2 - 5 cm de profondeur) révèle plutôt la tendance interannuelle. Ainsi c'est cette dernière série qui sera plus particulièrement utilisée (Figure 15). Les résultats confirment le rôle accumulateur des chenaux (type 3) : la fraction insoluble assimilée aux apports terrestres y dépasse 35 %.

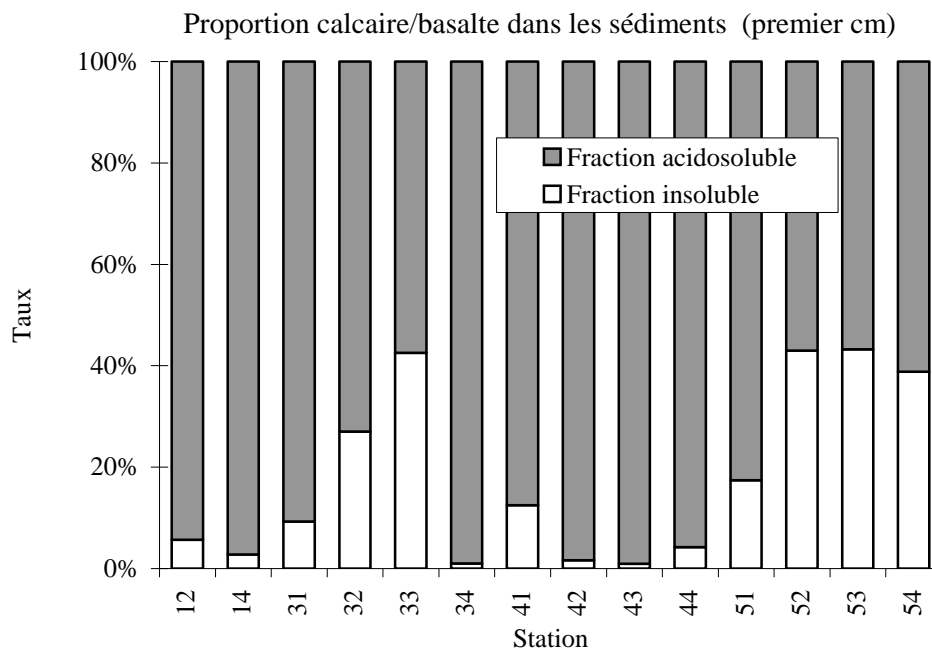


FIGURE 14 —. Couche superficielle (premier cm du sédiment) ou approche annuelle des apports terrigènes. En ordonnée le taux représente le rapport poids sec/poids sec total de l'échantillon pour la fraction acido-soluble (assimilée aux carbonates) et pour la fraction insoluble (assimilée aux éléments terrigènes basaltiques).

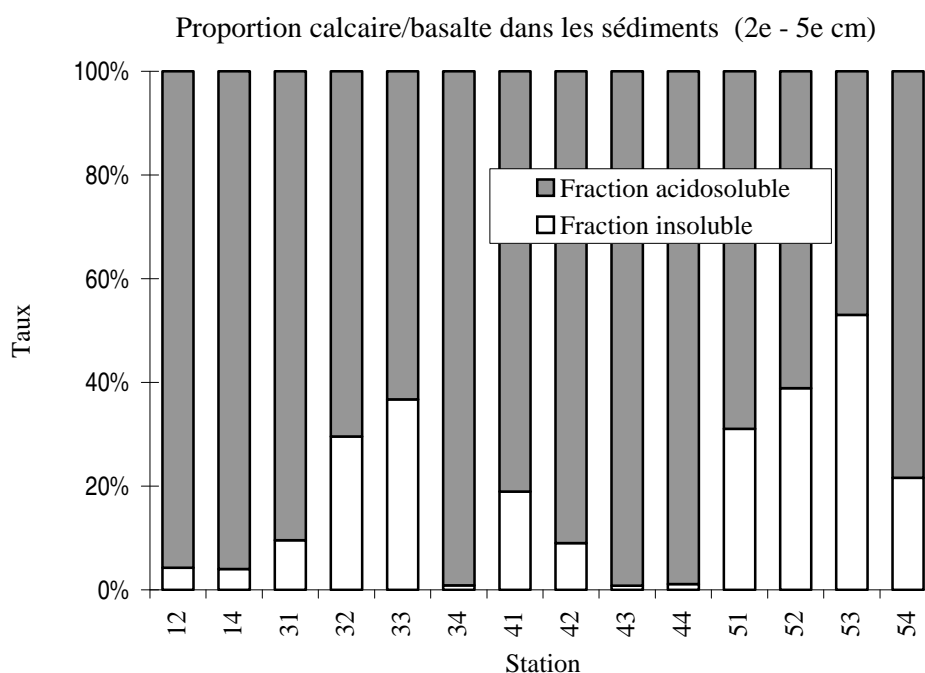


FIGURE 15 —. Couche sous-jacente (2^e - 5^e cm du sédiment) ou approche interannuelle des apports terrigènes. En ordonnée le taux représente le rapport poids sec/poids sec total de l'échantillon pour la fraction acido-soluble (assimilée aux carbonates) et pour la fraction insoluble (assimilée aux éléments terrigènes basaltiques).

Un gradient croissant des apports s'observe nettement depuis les stations de type 1 (frangeant) jusqu'à celles de type 3 (chenal) comme le montre l'exemple ci-dessous (Figure 16) tiré des histogrammes précédents :

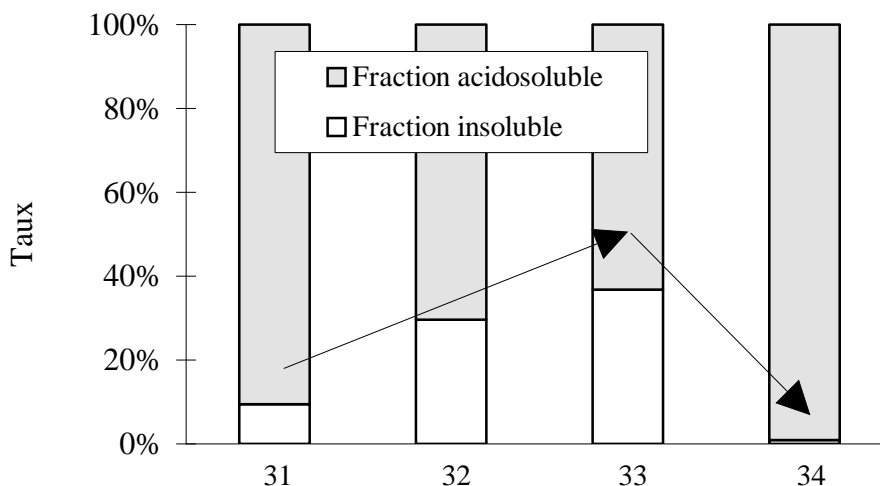


FIGURE 16 —. Gradient de matière terrigène évoluant le long de la radiale frangeant-barrière ; exemple de la zone d'Outumaoro (zone 3), stations 31 à 34.

En revanche, les sédiments des stations de type 4 (barrière) montrent des teneurs en éléments non carbonatés inférieures à celles des trois stations les précédant (Figure 15) : une discontinuité se présente dans le gradient, entre le groupe littoral-chenal et la zone de barrière. L'hypothèse émise suite à ces observations (combinées à la connaissance empirique acquise à propos de l'hydrodynamisme des zones) établit que les apports terrigènes sous contrôle rivulaire parviennent en majorité dans les chenaux où ils sédimentent en grande partie, ou sont réacheminés hors du système lagunaire par la passe. Les particules apportées par les cours d'eau sédimentent en fonction de leur taille moyenne et de leur densité, les plus riches en matière organique sédimentant plus tardivement.

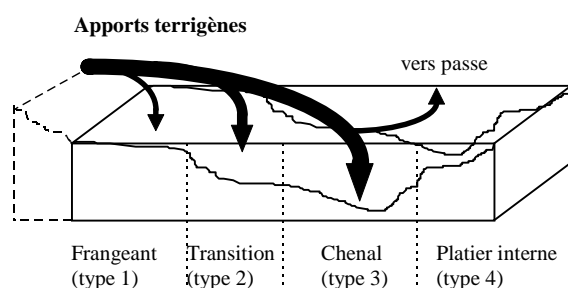


FIGURE 17 —. Schéma de cheminement des apports terrigènes dans la radiale frangeant-barrière.

Les stations non traitées (11, 13, 15, 20) ont un sédiment à l'aspect noir ou marron, avec éléments basaltiques qui laissent supposer une forte proportion d'éléments non solubles à l'HCl. Par exemple les sédiments du port (20) d'aspect semblable à ceux des stations 13 (chenal) et 15 (transition) d'Arue contiennent 42.3 % d'éléments insolubles (mesure dans le premier centimètre).

La zone de Paea (zone 4) révèle une tendance opposée à celle observée au sein des autres zones, en ce qui concerne le gradient littoral-chenal : il est inversé. Ceci justifie l'hypothèse d'un faible flux terrigène associé à un faible écoulement d'eau. En zone de barrière (44) les apports sont négligeables. Enfin la zone de référence (zone 5) apparaît soumise à de forts apports d'origine terrestre, la teneur minimale des sédiments en éléments insolubles n'étant jamais inférieure à 20 % dans toutes les strates définies, même en station de barrière (54) et ce malgré la profondeur et la largeur du chenal complétées par un hydrodynamisme généralement orienté vers la passe nord.

4.1.1.2. Potentiel d'oxydoréduction

Le potentiel d'oxydoréduction (redox), mesuré directement par l'électrode puis converti, montre des étendues et des taux de variation très différents selon les stations observées (Figure 18 et 18BIS). L'utilisation de la couche de discontinuité du potentiel redox, qui se traduit par une variation nette de la couleur du sédiment en milieu tempéré, n'est pas réalisable pour les sédiments tropicaux dans lesquels cette gradation n'est pas nette, avec une couleur grise répandue dans toute la couche sédimentaire (Fenchel et Riedl, 1970).

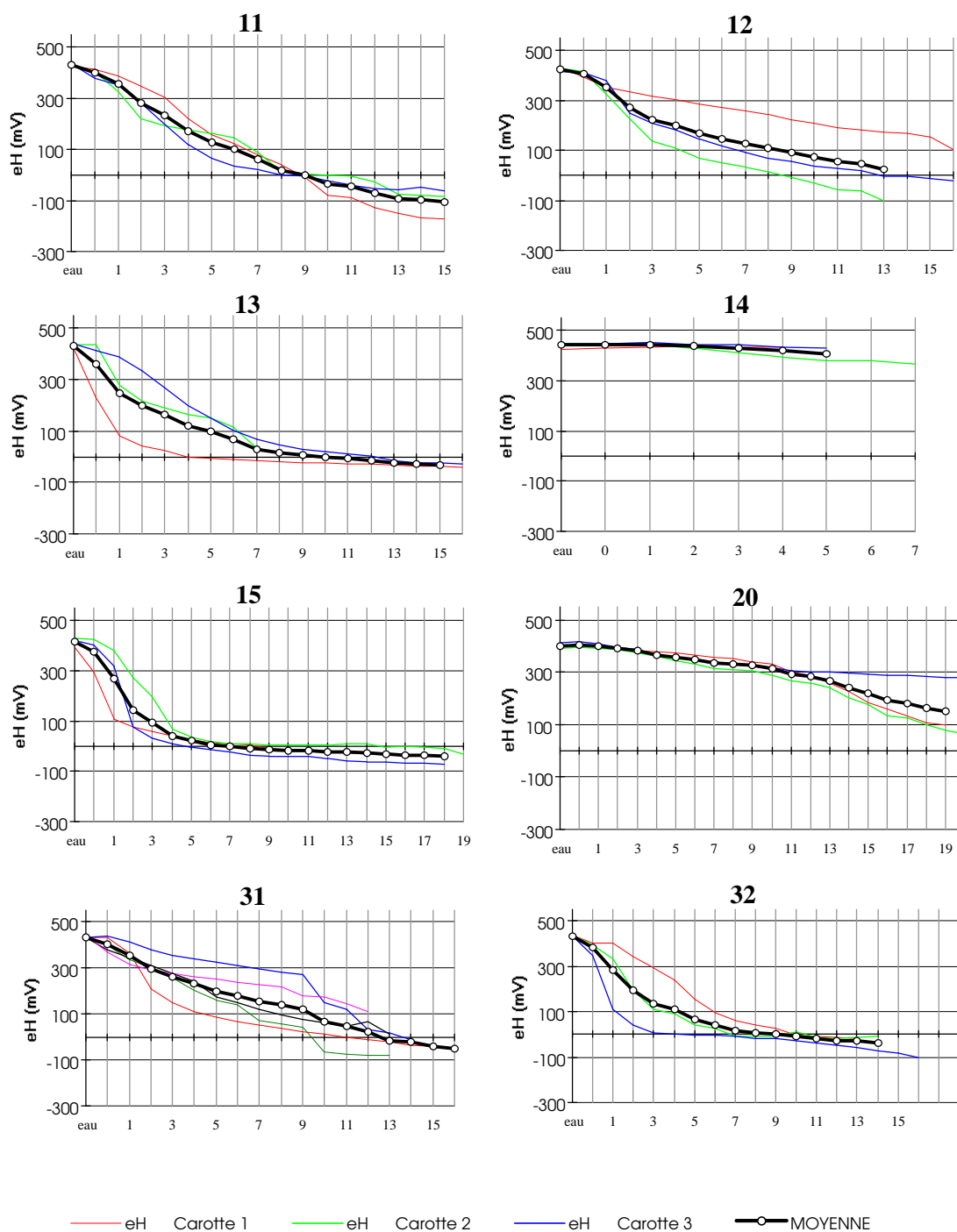


FIGURE 18 — Tracés des variations du potentiel d'oxydoréduction (Eh) en fonction de la profondeur des sédiments (en cm, sur l'axe des abscisses). Le numéro en caractères gras au dessus de chaque graphe identifie la station.

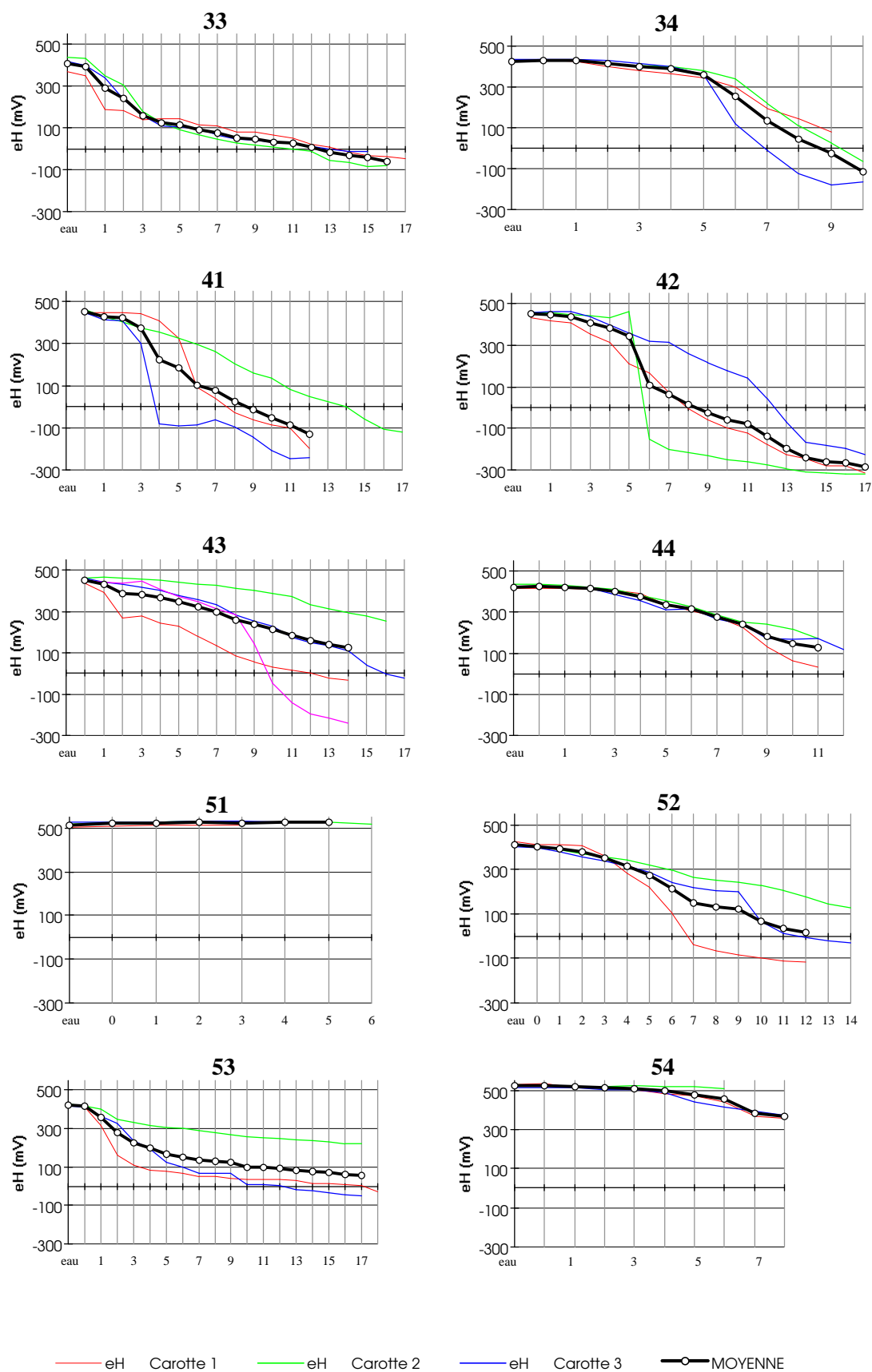


FIGURE 18BIS—. Tracés des variations du potentiel d'oxydoréduction (Eh) en fonction de la profondeur des sédiments (en cm, sur l'axe des abscisses). Le numéro en caractères gras au dessus de chaque graphe identifie la station.

Le potentiel moyen de l'eau sus-jacente (5 à 10 centimètres au-dessus du sédiment) toutes stations confondues est de 439 ± 7 mV (moyenne \pm S.E., $n = 18$). Une eau normalement oxygénée possède un Eh d'environ +500 mV (Frontier et Pichod-viale, 1993).

En ce qui concerne le redox des eaux surnageantes, la station du port (20) possède le potentiel le plus faible (+400 mV) et les potentiels les plus élevés se trouvent dans la zone de Paea (41 à 43) et, dans une moindre mesure, dans la zone de Mahaena (51 à 54) avec des potentiels supérieurs à +500 mV.

Les différents seuils +200, +100, 0, -100, -300 mV sont atteints à des profondeurs variables selon les stations. Les seuils fortement négatifs -100 et -300 mV sont rarement franchis : sur la moyenne de trois réplicats aucune station ne montre un redox inférieur à -287 mV, et seules les stations 11, 34, 41 et 42 dépassent les -100 mV.

Les seuils +200, +100 et 0 mV ont fait l'objet d'une analyse de variance et test de comparaison (Tableau 10) : aucune différence significative entre les stations n'est décelée par les tests, excepté pour la station du port (20) qui montre une différence hautement significative aux seuils +200 et +100 mV.

TABLEAU 10 —. Résultats de l'ANOVA mettant en évidence les différences significatives entre stations à propos de leur potentiel redox. ddl = degrés de liberté.

Seuil (mV)	ddl	F	p	Source de variation
+200	14	4.35	0.0004	20 (Port)
+100	14	4.16	0.0005	20 (Port)
0	14	1.13	0.387	aucune

Lorsque les deux seuils +200 et +100 mV sont étudiés plus en détail certaines tendances apparaissent (Tableau 11).

TABLEAU 11 —. Profondeurs moyennes de sédiment (en cm) pour lesquelles les seuils considérés sont observés. Les colonnes de gauche (en clair) représentent les profondeurs à partir desquelles le seuil +100 mV disparaît ; celles de droite (en grisé) représentent l'équivalent pour un seuil de +200 mV. Les flèches verticales orientées vers le bas indiquent : un gradient net entre les stations lorsqu'elles sont en trait plein, deux groupes de stations lorsqu'elles sont barrées d'un trait pointillé horizontal et pas de gradient net entre les stations lorsqu'elles sont en trait pointillé simple avec double extrémité fléchée.

+100 mV	+200 mV	type 1 (frangeant)		type 2 (transition)		type 3 (chenal)		type 4 (barrière)								
Zone 1 (Arue)	6	↑	3	↑	2	↓	1	↓	4	1	↓	>5	↓	>5	↓	
Zone 2 (Port)	-	↓	-	↓	-	↓	-	↓	>20	↓	>15	↓	-	↓	-	↓
Zone 3 (Outumaoro)	9	↓	4	↓	4	↓	1	↓	5	↓	2	↓	7	↓	6	↓
Zone 4 (Paea)	6	↓	4	↓	6	↓	5	↓	>16	↓	10	↓	>11	↓	8	↓
Zone 5 (Mahaena)	>5	↓	>5	↓	9	↓	6	↓	10	↓	4	↓	>8	↓	>8	↓

La station du port se singularise fortement : le potentiel reste supérieur à +100 mV au-delà du vingtième centimètre, dans des sédiments vaseux. Ensuite un gradient croissant zone 1 (Arue) → zone 3 (Outumaoro) → zone 4 (Paea) → zone 5 (Mahaena) s'observe dans la zone de transition (type 2) : pour une même profondeur de sédiment, le potentiel est plus faible dans les zones situées sur la gauche du gradient (Figure 18 et Tableau 11). En zone de chenal, le gradient est moins marqué mais deux groupes de zones se différencient (le Port étant exclu) : zone 1/zone 3 avec des valeurs inférieures à +100 mV dans les trois premiers centimètres et zone 4/zone 5 avec des

seuils à partir du dixième et cinquième centimètre respectivement. Enfin, en station de frangeant ou de barrière (types 1 et 4) les valeurs présentées sont homogènes pour chaque type et aucune ségrégation ne semble possible. En barrière, l'épaisseur de sédiment peut ne pas dépasser 5 centimètres notamment à la station 14.

Malgré l'absence de différences statistiquement significatives entre les stations, les tendances décrites ci-dessus et visualisées par les flèches du Tableau 11, peuvent être corroborées par l'étude d'autres variables, environnementales ou relatives à la faune, établissant le même gradient.

L'usage des mesures de potentiel redox dans les sédiments apparaît comme un élément important, le potentiel pouvant influencer les communautés benthiques : il traduit notamment l'état d'oxygénation des sédiments. En effet, Fenchel en 1969 propose de considérer les sédiments comme globalement oxygénés lorsque leur redox dépasse 200 mV (électrode à hydrogène). Nous adopterons cette même démarche tout en ayant conscience qu'il s'agit d'un seuil théorique réduisant la complexité réelle des phénomènes physico-chimiques dans les sédiments. Plus récemment Marty *et al.* (1989), traitant des processus complexes de la respiration dans les sédiments, précisent la zone de respiration des nitrates (anaérobie), localisée aux environs de +100 mV et la zone aérobie stricte, aux alentours de +400 mV (entre les deux se déroulent les processus de fermentation). Le potentiel redox est une bonne variable explicative pour caractériser un environnement sédimentaire, en écologie des milieux perturbés et organiquement enrichis. Cependant, le manque de standardisation des méthodes et la difficulté à obtenir des mesures fiables dans les sédiments impliquent un esprit critique lors de l'interprétation des résultats et encore plus lors d'éventuelles généralisations : Bågander et Niemistö (1978) soulignent la complexité et relativité des données Eh. Dans les conditions de chaleur de Tahiti, il semble que la sensibilité (taux des réactions chimiques) soit exacerbée, tout comme elle l'est dans les expériences de Nilsson et Rosenberg (1994), qui se sont pourtant déroulées un mois de mars, à l'ouest de la Suède. De même, la mise au point méthodologique a révélé l'influence de la granulométrie sur la mesure : les sédiments grossiers (SG) s'opposent à une pénétration uniforme de la sonde et favorisent des déplacements d'eau interstitielle, modifiant le potentiel de la micro-zone étudiée. D'autre part, les mesures des potentiels, malgré la réplication, sont influencées par l'existence de micro-phénomènes localisés ou micro-niches (Marty *et al.*, 1989).

L'essentiel de l'analyse des données redox est basée sur une comparaison inter-stations, de sorte que d'éventuels biais dans les mesures absolues ne seraient aucunement dommageables pour leur interprétation, au niveau de cette étude.

4.1.1.3. Chlorophylle a et pigments dégradés

La teneur en chlorophylle a (Chl-a) est une estimation du contenu en microphyton benthique (Alongi, 1990). Les résultats sont présentés dans le cadre des variables environnementales car ils ont été acquis selon les mêmes méthodes d'échantillonnage. Certaines analyses des résultats environnemetaux intégreront les teneurs en pigments. Cependant les conclusions à propos du microphytobenthos feront l'objet d'une partie distincte, dans le cadre de l'étude des peuplements.

La moyenne calculée avec les taux des cinq zones en pigments non dégradés (chlorophylle a active) et dégradés (phaeopigments) sur les vingt-et-un mois de mesure est représentée à la figure suivante (Figure 19) : il s'agit d'une moyenne des valeurs de toutes les stations, pour chaque campagne de prélèvements.

Cette représentation est destinée à visualiser la variabilité temporelle des teneurs en pigments. Elle n'a pas de sens en valeur absolue (car c'est une moyenne de toutes les stations) mais

uniquement en valeur relative, afin de comparer les différentes dates de prélèvement. Ces moyennes sur toutes les stations mettent en évidence la faible variabilité temporelle des teneurs en pigments, avec cependant une variation accentuée en novembre 1994. Cette représentation donne donc un aperçu de la variabilité temporelle des facteurs considérés mais il n'est pas encore possible de conclure sur le caractère saisonnier des facteurs. Pour une telle interprétation une démarche complémentaire réalisée plus loin (§ 4.3.2.3) est nécessaire.

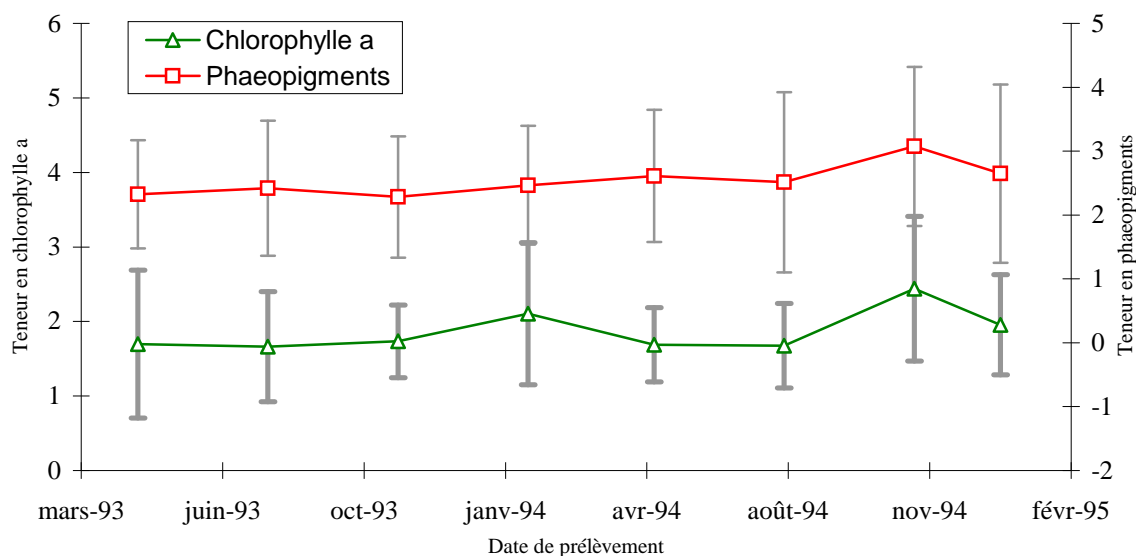


FIGURE 19 —. Variation à court terme (21 mois) des teneurs moyennes (toutes stations confondues, par campagne) en pigments phytobenthiques. Unité : $\mu\text{g/g}$ de sédiment sec. Les ordonnées sont décalées pour éviter le chevauchement des barres d'erreur standard figurées par les traits verticaux situés de part et d'autre de chaque moyenne.

Au niveau des stations (Figure 20) le taux de chlorophylle a se maintient, en moyenne, entre 1.5 et 2 $\mu\text{g/g}$ de sédiment sec environ. Seule la station 51 (Mahaena frangeant) affiche une valeur nettement plus faible (0.89 $\mu\text{g/g}$) ; en revanche les stations 15 et 12 (Arue transitions) ont des teneurs supérieures (environ 2.7 $\mu\text{g/g}$), la valeur la plus forte étant calculée à la station 31 (frangeant Outumaoro) avec 3.3 $\mu\text{g/g}$.

Remarque : les unités des variables environnementales (matière organique, particules fines, chlorophylle a et phaeopigments) sont exprimées en unités de volume ($\mu\text{g/g}$ ou %) afin de pouvoir les comparer aux données de la littérature.

Le taux de pigments dégradés ne montre pas la même homogénéité spatiale (Figure 20) : la teneur en phaeopigments est globalement plus élevée dans les zones 1 (Arue) et 3 (Outumaoro) et très élevée dans la zone 2 (Port) avec 5.7 $\mu\text{g/g}$. Les zones 4 et 5 affichent des teneurs comprises respectivement entre 1.1 et 2.1 $\mu\text{g/g}$ et entre 0.8 et 1.7 $\mu\text{g/g}$.

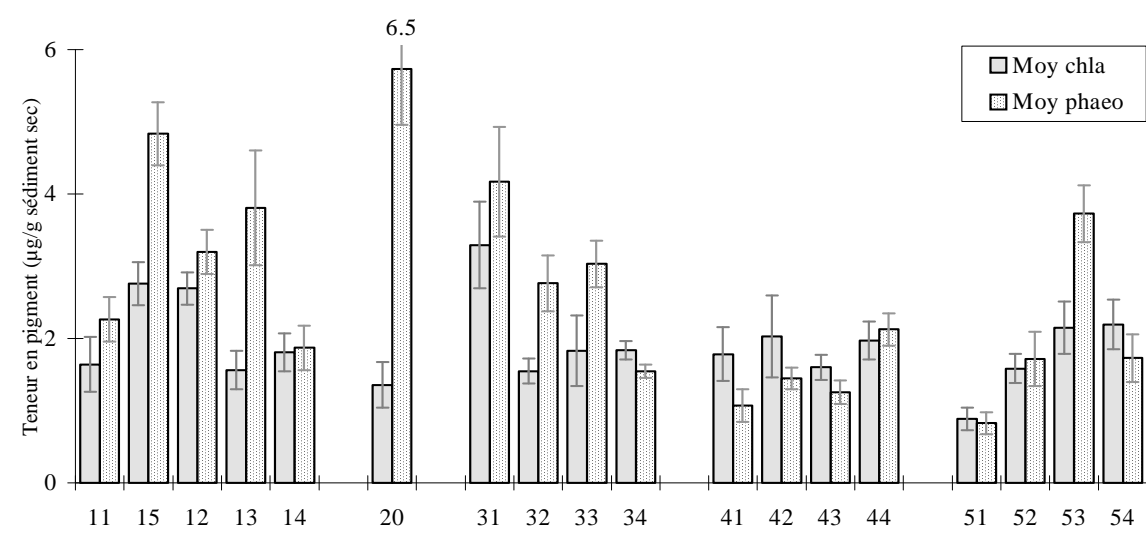


FIGURE 20 —. Teneurs en pigments dans les différentes stations (moyenne sur 21 mois toutes campagnes confondues). chl-a = chlorophylle a ; phaeo = phaeopigments. Les barres verticales représentent l'erreur standard S.E.

Le ratio de ces deux variables donne des informations sur la qualité du microphytobenthos : une valeur supérieure à 1 montre une prédominance des pigments actifs, donc contenus dans des végétaux vivants. Les ratio chlorophylle a/phaeopigments illustrent le tableau suivant (Tableau 12) :

TABLEAU 12 —. Rapport pigments actifs/pigments dégradés, dans chaque station, basé sur les moyennes à 21 mois. Les valeurs soulignées sont supérieures ou égales à 1, celles en gras correspondent aux cas des chenaux.

Station	11	15	12	13	14	20	31	32	33	34	41	42	43	44	51	52	53	54
Chl-a / Phaeo	0.7	0.6	0.8	0.4	<u>1.0</u>	0.2	0.8	0.6	0.6	<u>1.2</u>	<u>1.7</u>	<u>1.4</u>	<u>1.3</u>	0.9	<u>1.1</u>	0.9	0.6	<u>1.3</u>

Trois types de résultats en sont déduits (les valeurs supérieures ou égales à 1 apparaissent soulignées) :

- ⇒ Les éléments actifs du microphytobenthos se situent dans les stations de platier interne (type 4), ainsi que dans les zones de Paea (zone 4) et Mahaena (zone 5), à l'exception de sa station de chenal (53). Les stations 44 (Paea platier interne) et 52 (Mahaena transition) sont cependant légèrement déficitaires en chlorophylle active.
- ⇒ Une autre information apportée par l'étude de ces ratio est la forte dominance de pigments dégradés dans les stations de chenaux (type 3) représentés en gras. Dans le port (20) 80 % des pigments sont dégradés. A nouveau, la zone 4 (Paea) se singularise, avec un chenal dominé par les pigments actifs, probablement du fait de ses caractéristiques uniques dans le type « chenal ».
- ⇒ Les zones de transition (type 2) aussi dominées par les pigments dégradés révèlent cependant un déséquilibre moins marqué, le ratio se situant entre 0.6 et 0.9.

4.1.1.4. Carbone phytobenthique

Les teneurs varient entre 85.8 µg/g de sédiment sec (station 51) et 379.6 µg/g (station 15). Le carbone phytobenthique extrapolé à partir des teneurs en chl-a évolue de la même façon que cette dernière variable et bénéficie donc des mêmes commentaires.

4.1.1.5. Particules fines (<63 µm)

Dans les caractéristiques de granulométrie la teneur en particules fines souvent appelées pélites est étudiée plus particulièrement pour son rôle dans l'écologie des espèces benthiques. Leur proportion dans les sédiments conditionne de façon importante la qualité du biotope : leur taille favorise l'adsorption des composés organiques et permet l'installation d'une microfaune. En revanche, la circulation des éléments dissous ou de l'eau interstitielle est ralentie dans ce type de milieu sédimentaire. Ces particules sont d'origine détritique organique ou inorganique. La fraction organique est fournie par l'écosystème lagunaire mais aussi, et généralement de façon prépondérante dans les stations d'une île haute comme Tahiti, par les apports d'origine terrestre érosive ou anthropique (chapitre 2). L'étude qualitative des apports est en cours pour l'île de Tahiti (programme Antropic).

Les résultats trimestriels (Figure 21) montrent des variations temporelles parfois complexes et non saisonnières (voir 4.1.2 page 78). Une analyse de variance à deux facteurs (date × station) permet de démontrer d'une part l'absence de différence entre les prélèvements sur le plan saisonnier, d'autre part une différence forte sur le plan spatial, visualisée ci-après (Tableau 13) par un test de Newman et Keuls :

TABLEAU 13 —. Homogénéité des stations pour la variable « teneur en particules fines ». Test de Newman-Keuls avec $\alpha = 0.05$. Les « groupes homogènes » sont réunis par les accolades ; Un décalage net vers la droite indique une différence significative par rapport au groupe de stations situé immédiatement au-dessus. La moyenne est calculée sur l'ensemble des triplicats collectés au cours de huit campagnes, moins d'éventuelles pertes. Les stations 43 et 15 n'ont été échantillonnées que sept et six fois respectivement.

Station	Nb valeurs	Moyenne	Groupes homogènes
41	23	0.947	}
14	24	1.588	
43	21	2.454	
51	24	2.496	
44	24	2.763	
34	24	3.050	
54	24	3.198	
42	24	3.472	
52	24	4.368	}
11	23	9.569	
33	24	20.749	}
31	24	22.851	
53	23	25.196	}
32	24	31.699	
12	24	38.818	}
13	24	41.881	
15	18	63.319	}
20	24	69.864	

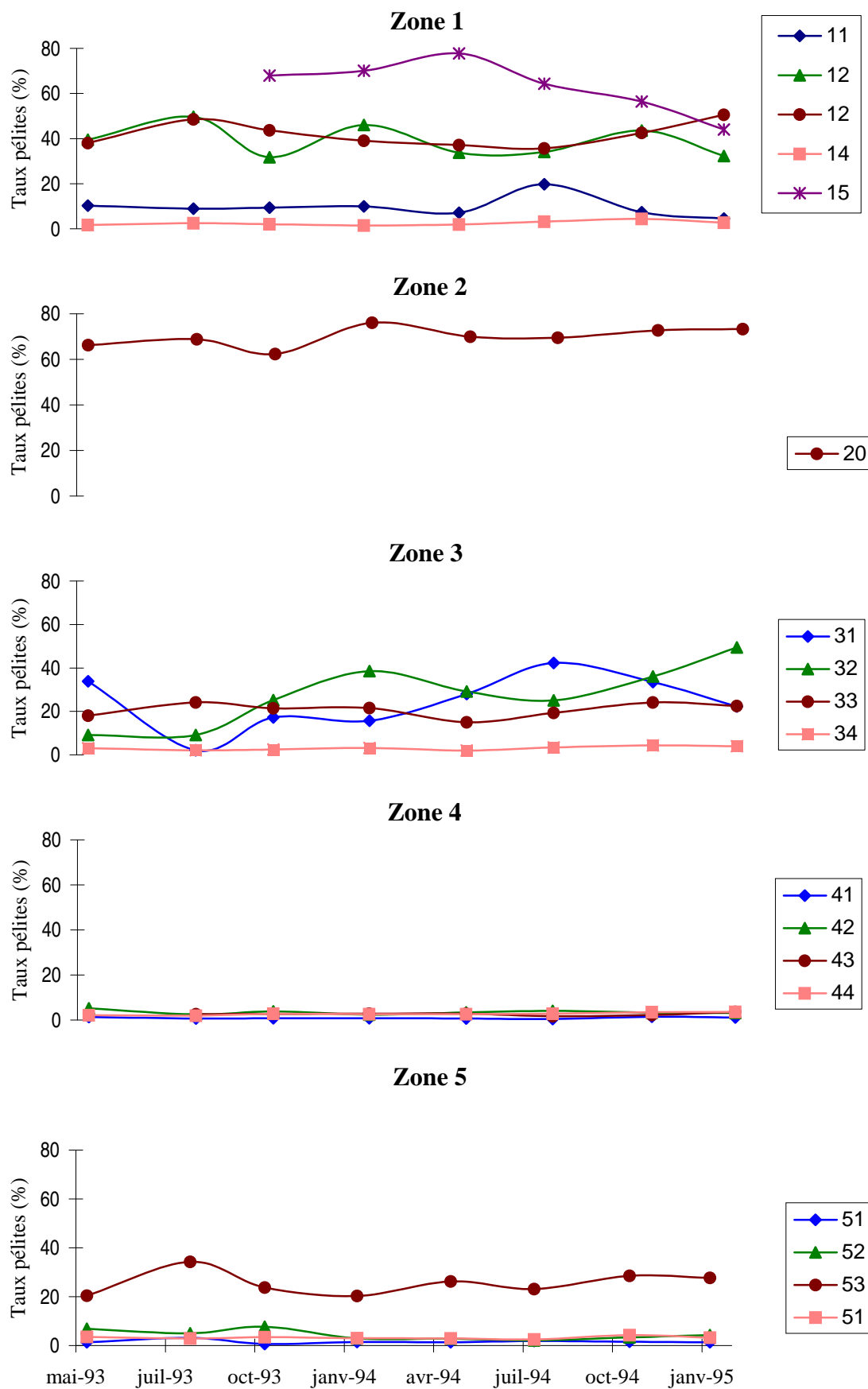


FIGURE 21 —. Variation des taux de particules fines (notées pélites) sur les 21 mois de l'étude, pour chaque station.

L'analyse des résultats du test et de la Figure 21 donne les résultats suivants :

- ⇒ les stations de platier interne (type 4) ont des taux parmi les plus faibles (moins de 3.5 % du poids sec) ;
- ⇒ les stations de frangeant ou transition (types 1 et 2) comprennent deux groupes : un premier composé des zones de Paea (zone 4) et Mahaena (zone 5) qui ont de faibles teneurs (moins de 4.5% du poids sec) ; un deuxième qui comprend les zones d'Arue (zone 1) et d'Outumaoro (zone 3) ayant des teneurs relatives moyennes à fortes soit 9.6 % (11) et 22.9 % (31), 63.3 % ou 38.8 % (15 et 12) et 31.7 % (32) ;
- ⇒ les stations de chenal (type 3) ont des teneurs fortes (environ 20 à 70 % du poids sec) excepté au niveau de la zone de Paea, vraisemblablement à cause de ses particularités géomorphologiques déjà abordées. Parmi celles-ci, la station du Port (20) est remarquable par une teneur d'environ 70 % du poids sec.

Pour une comparaison inter-zones, il apparaît que les zones 4 (Paea) et 5 (Mahaena) présentent les sédiments les moins chargés en particules fines. A l'opposé, la zone 1 (Arue) présente de fortes valeurs. La zone 2 (Port) est la plus riche en particules fines. La zone 3 (Outumaoro) se situe en position intermédiaire, avec des taux moyens. Quelques stations ne suivent pas les tendances de leur zone, notamment le chenal de Mahaena (53) qui montre des taux moyens.

Variabilité de la teneur

Le coefficient de variation C.V. ($C.V. = \frac{100 \times \sigma}{\bar{X}}$) est utilisé pour comparer les variations

de la teneur en particules fines entre les différentes stations. La Figure 22, représentant ces coefficients dans les différentes stations, montre clairement que la variation des teneurs décroît par rapport à l'éloignement du littoral. Ainsi, les frangeants (type 1) sont sujets à des fortes variations du taux de particules fines dans les sédiments, alors que les chenaux (type 3) et platiers internes (type 4) sont moins sensibles aux fluctuations. Deux points particuliers sont à noter : la station du port (20, type 3) possède le plus faible coefficient de variation ; les zones 1 (Arue) et 3 (Outumaoro) sont affectées par une remontée du coefficient de variation au niveau de leurs stations du platier interne (14 et 34).

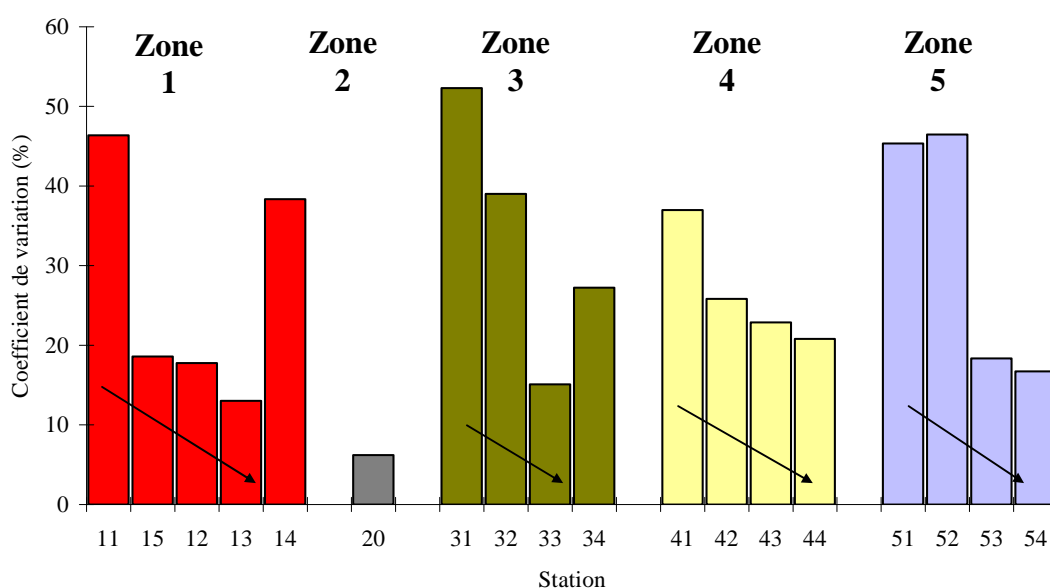


FIGURE 22 —. Comparaison des variations de teneur en particules fines.

4.1.1.6. Matière organique

La matière calcinable assimilée à la matière organique totale des sédiments est une variable primordiale dans l'étude écologique des écosystèmes perturbés. Dans ce travail, les stations sont caractérisées par des taux propres (Figure 23).

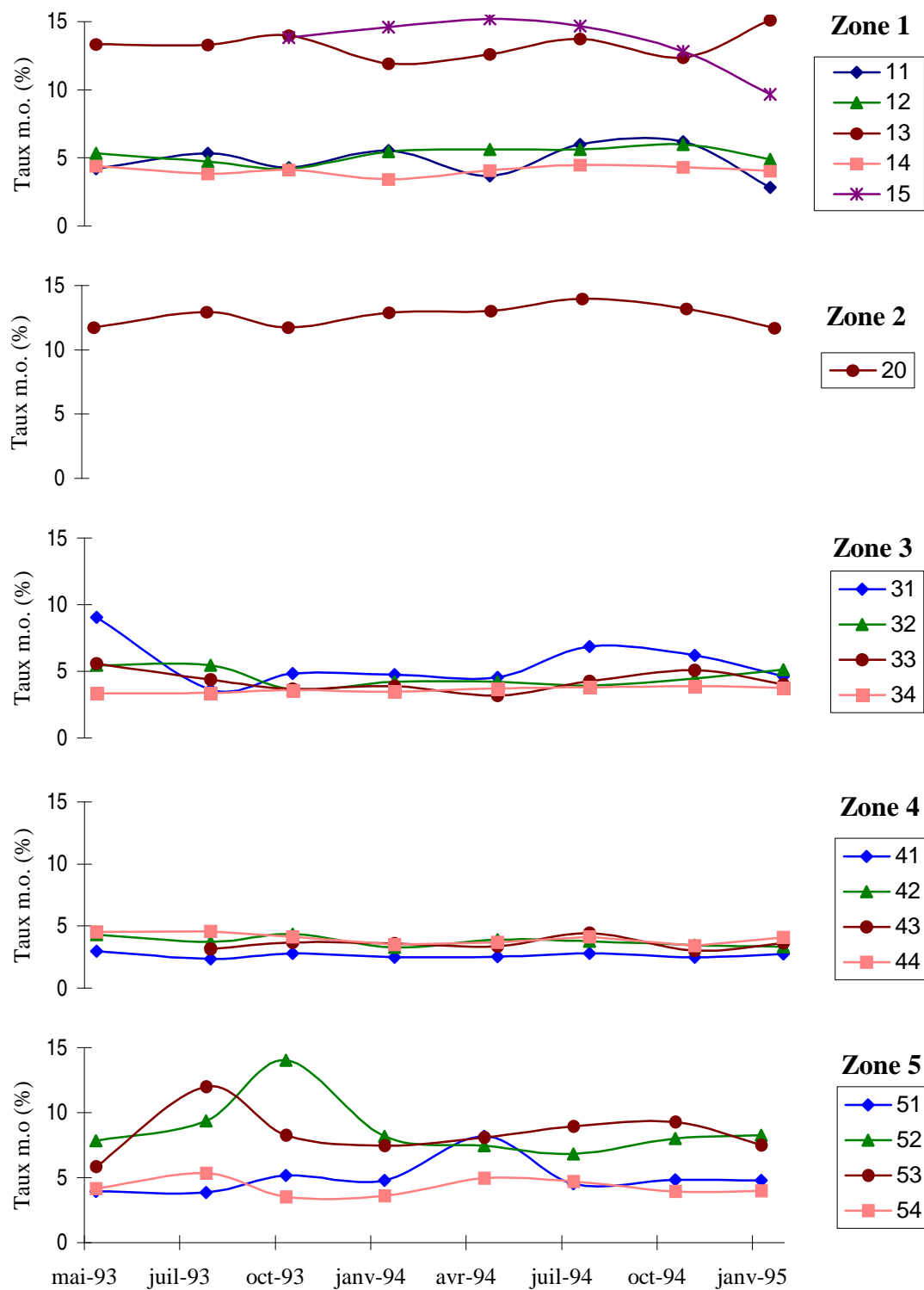


FIGURE 23 — Évolution des taux de matière organique dans les différentes stations sur 21 mois. m.o. = matière organique.

En observant ces graphiques, aucune variabilité cyclique n'apparaît durant la période étudiée : dans chaque zone, les stations ont leur propres modalités de variation temporelle. Ainsi les fluctuations de taux observées semblent dues à des facteurs complexes. La conclusion concernant les variations saisonnières de la variable « matière organique » est établie dans la section suivante.

Les taux enregistrés varient de 2.7 % à 13.5 % en rapport p/p (poids sec matière organique/poids sec sédiment). Un test de Kruskal-Wallis matière organique (moyennes par campagne) \times station met en évidence trois groupes de stations, visualisés sur la Figure 24 par les numéros 1 à 3.

⇒ Le groupe 1 comprend 3 stations ayant des taux très élevés, *i-e* autour de 13 % : la station 20 (Port) et les stations 15 et 13 d'Arue (transition et chenal).

⇒ Le groupe 2 est formé des stations 52 et 53 de Mahaena (transition et chenal) avec des valeurs moyennes d'environ 8.5 %.

⇒ Enfin le groupe 3 est un ensemble de stations hétérogènes qui ne peut être décomposé par les résultats du test. Les valeurs sont comprises entre 2.7 et 5.6 %. Dans ce groupe :

- les stations de la zone 4 (Paea) évoluent parmi les faibles valeurs, entre 2.6 et 4 %,
- les stations de type 4 (platier interne) se situent plutôt dans la moyenne de 4 %,
- les stations de type 1 (frangeant) prennent en revanche les valeurs les plus fortes du groupe, entre 4.8 et 5.6 % (sauf 41 abordé ci-dessus).

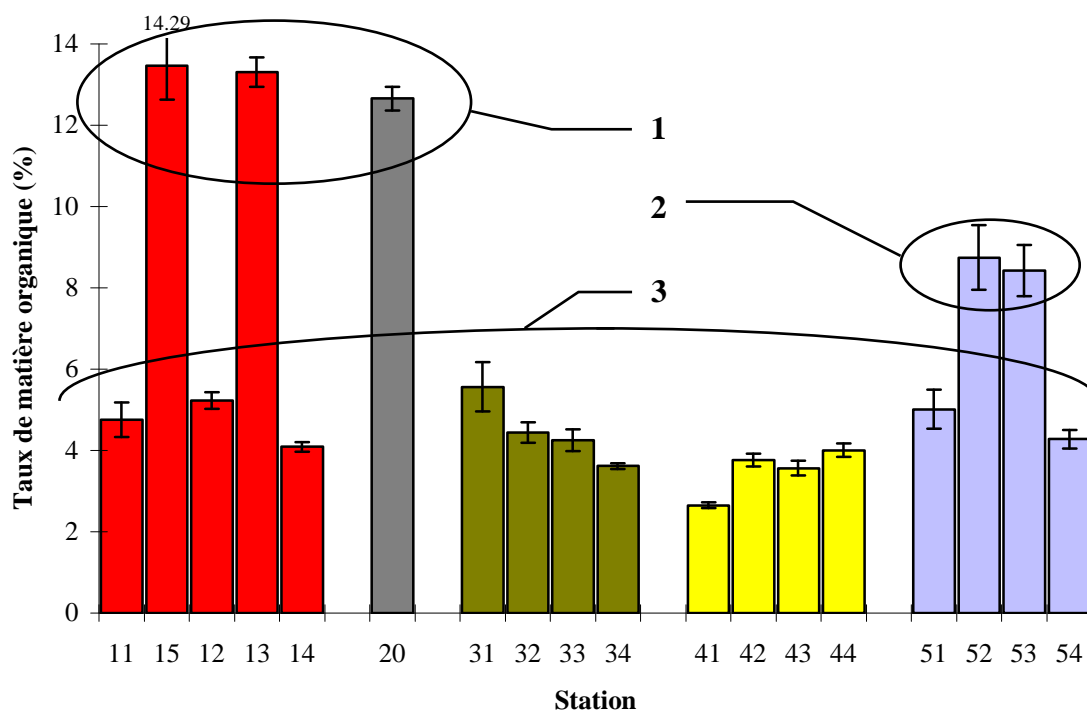


FIGURE 24 — Taux moyens de matière organique dans les 18 stations (moyenne sur 21 mois). Les barres verticales représentent l'erreur standard.

4.1.2. Variations saisonnières des facteurs environnementaux

La méthode adoptée consiste à détecter une éventuelle différence entre les points trimestriels par l'intermédiaire d'une ANOVA complétée, si nécessaire, par un test de comparaisons multiples destiné à déceler les dates de variation significative du facteur. Afin que seul l'effet temporel soit pris en compte, les stations sources d'hétérogénéité spatiale sont écartées par une première ANOVA facteur \times station. Pour être acceptable cette méthode doit concerner un ensemble de facteurs biotiques et environnementaux le plus étendu possible. De plus, les résultats obtenus permettent une interprétation à condition qu'ils convergent. Dans ce paragraphe les facteurs environnementaux suivants sont traités : chlorophylle a, phaeopigments, matière organique et particules fines (pélites). Les stations écartées sont indiquées ci-dessous, pour chaque variable :

<u>Variable</u>	<u>Station écartée pour ANOVA variable \times date</u>
Chlorophylle a	12, 15, 31, 51
Phaeopigments	41, 51
Matière organique	13, 15, 20, 53, 54
Particules fines	11, 12, 31, 33, 51, 53, 54

Les résultats des tests ne sont pas significatifs au seuil de 5 % pour les variables chlorophylle a, phaeopigments, particules fines : respectivement test de Kruskal-Wallis $p = 0.38$, ANOVA $p = 0.30$ (ddl = 7, $F = 1.2$), ANOVA $p = 0.99$ (ddl = 7, $F = 0.16$). Pour la variable matière organique, le test Kruskal-Wallis détecte une différence significative ($p = 0.04$) qui n'est cependant pas confirmée par le test de Newman-Keuls. Si le test de comparaisons multiples de Duncan est utilisé — plus sensible que celui de Newman-Keuls aux différences déclarées à tort significatives — le mois de mai 1993 apparaît différent des mois d'août et novembre 1993, eux mêmes différents de février et novembre 1994. Ce résultat ne permet pas de dégager un caractère saisonnier annuel marqué.

En conclusion aucun caractère saisonnier annuel marqué ne semble affecter les variables environnementales des sédiments (chlorophylle a, phaeopigments, particules fines, matière organique). Ce résultat est applicable aux 21 mois étudiés.

4.1.3. Bilan des caractéristiques sédimentaires

4.1.3.1. Liens entre les variables

Les variables environnementales (chlorophylle a, phaeopigments, particules fines, matière organique) peuvent être corrélées. Pour la suite des analyses sur les peuplements, il est utile de connaître les liens existant entre ces variables. Dans ce but les données des moyennes par campagne, dans chaque station, sont soumises à une analyse de corrélation linéaire simple (Tableau 14).

	Prof	M.O.	P.F.	Chl-a C-phyto	Phaeo	Granulo
Prof	5					
M.O.	0.63 ***	5				
P.F.	0.55 **	0.77 ***	5			
Chl-a C-phyto	-0.12	0.04	0.12	5		
Phaeo	0.62 ***	0.62 ***	0.73 ***	0.46 ***	5	
Granulo	-0.69 ***	-0.54 ***	-0.73 ***	-0.11	-0.54 ***	5

TABLEAU 14 —. Analyse de corrélation linéaire pour les variables environnementales. Le chiffre représente le coefficient de corrélation, *** signifie que la valeur est très hautement significative ; $p < 0.001$. ** signifie que la valeur est hautement significative, $p < 0.01$, avec ($\alpha=0.05$). $n = 18$. Prof = Profondeur, M.O. = Matière Organique, P.F.= Particules Fines, Chl-a = Chlorophylle a, Phaeo = Phaeopigments, C-phyto = Carbone phytobenthique, Granulo = Tm dans la station.

Les résultats indiquent que les taux de matière organique et particules fines sont fortement corrélés ($r = 0.77$) : la proportion de la variation du taux de matière organique expliquée par le taux de particules fines est de $R^2 = 59\%$. Une partie de la variation de ces taux est liée à la profondeur.

Pour les pigments, 21 % seulement de la variation sont dus à une corrélation entre les deux variables Chl-a et Phaeo. La chlorophylle a n'est pas corrélée aux taux de matière organique et particules fines, alors que la teneur en phaeopigments l'est ($R^2 = 0.38$ et 0.53% respectivement). La profondeur de la station n'influerait que sur la teneur en pigments dégradés.

Enfin le facteur « Granulo » évolue à contresens : il apparaît corrélé négativement à tous les autres facteurs mais faiblement (19 à 30 % de la variation). De façon particulière, le taux de particules fines offre logiquement une forte corrélation négative avec le facteur « Granulo » (qui représente la taille moyenne Tm). La variable Prof a une action négative sur la variable Granulo ($r = -0.69$) dans l'écosystème lagunaire de Tahiti.

4.1.3.2. Ordination des stations

La caractérisation détaillée des stations en fonction des facteurs environnementaux principaux est réalisée par le biais d'une analyse en composantes principales (ACP) présentée à la Figure 25 : elle est ordonnée à partir des moyennes normalisées ($\frac{x - \bar{\mu}}{\sigma}$) par station pour les variables quantitatives matière organique (M.O.), particules fines (P.F.), granulométrie (Granulo), chlorophylle a (Chl-a) et phaeopigments (Phaeo). La variable C-phyto n'est pas incluse dans les calculs puisqu'elle équivaut à la variable Chl-a. Cette méthode d'écologie descriptive vise notamment à traduire sous forme graphique la structure d'une matrice de données quantitatives, basée sur un même type de variable. La représentation graphique et les commentaires font office de synthèse des paragraphes sur l'influence des variables environnementales sur les stations.

L'information retirée porte donc sur l'enrichissement en matière organique du milieu, la granulométrie, la couverture en éléments microphytobenthiques ou, et la qualité des éléments végétaux (vivants ou dégradés). Sur le premier axe (I), qui représente les deux tiers de la variance expliquée, les composants ayant les poids les plus élevés sont le taux de matière organique et le taux de particules fines ; le poids le plus faible sur cet axe est donc représenté par la variable Granulo (pour éviter toute confusion, il faut noter qu'une forte valeur absolue indique un rôle important pour une variable). Sur le second axe, qui représente près de 20 % de la variance expliquée, les teneurs en Chl-a ont un poids dominant, et les teneurs en M.O. ont le poids le plus faible. Les axes des composantes sont représentés en gris et libellés.

L'axe I représente en pratique un gradient granulométrique. Quatre groupes de stations peuvent être isolés en fonction de leur caractéristiques sédimentaires (groupe homogènes identifiés par une analyse hiérarchique non détaillée) ; ils sont délimités sur la représentation graphique de l'ACP.

Suivant l'axe I dans le sens décroissant, apparaît un groupe constitué des stations de type 4 (platier interne) et des stations de la zone 4 (Paea) avec une granulométrie grossière.

Les stations 51 (Mahaena frangeant) et 11 (Arue frangeant) appartiennent aussi à ce groupe, selon le résultat du dendrogramme (non représenté), mais la représentation graphique de l'ACP montre que ces deux stations se distinguent de l'entité décrite précédemment : la station 51 par ses plus faibles taux de particules fines et matière organique, et la station 11 par un léger enrichissement particulaire organique et inorganique.

Les autres regroupements décelés le long du gradient incluent des stations caractérisées par de fortes teneurs en éléments fins et organiques : deux entités y sont répertoriées. Les stations 32, 33 et 52 constituant un ensemble sont moins enrichies, essentiellement en particules fines et en microphytobenthos, que les stations 12, 31 et 53 constituant le troisième groupe le long de l'axe I.

Enfin le dernier élément isolé est représenté par les trois stations 13, 15 de la zone d'Arue et 20 (Port), plus riches à la fois en pigments dégradés et en matière organique + particules fines, phénomène très marqué au niveau du Port.

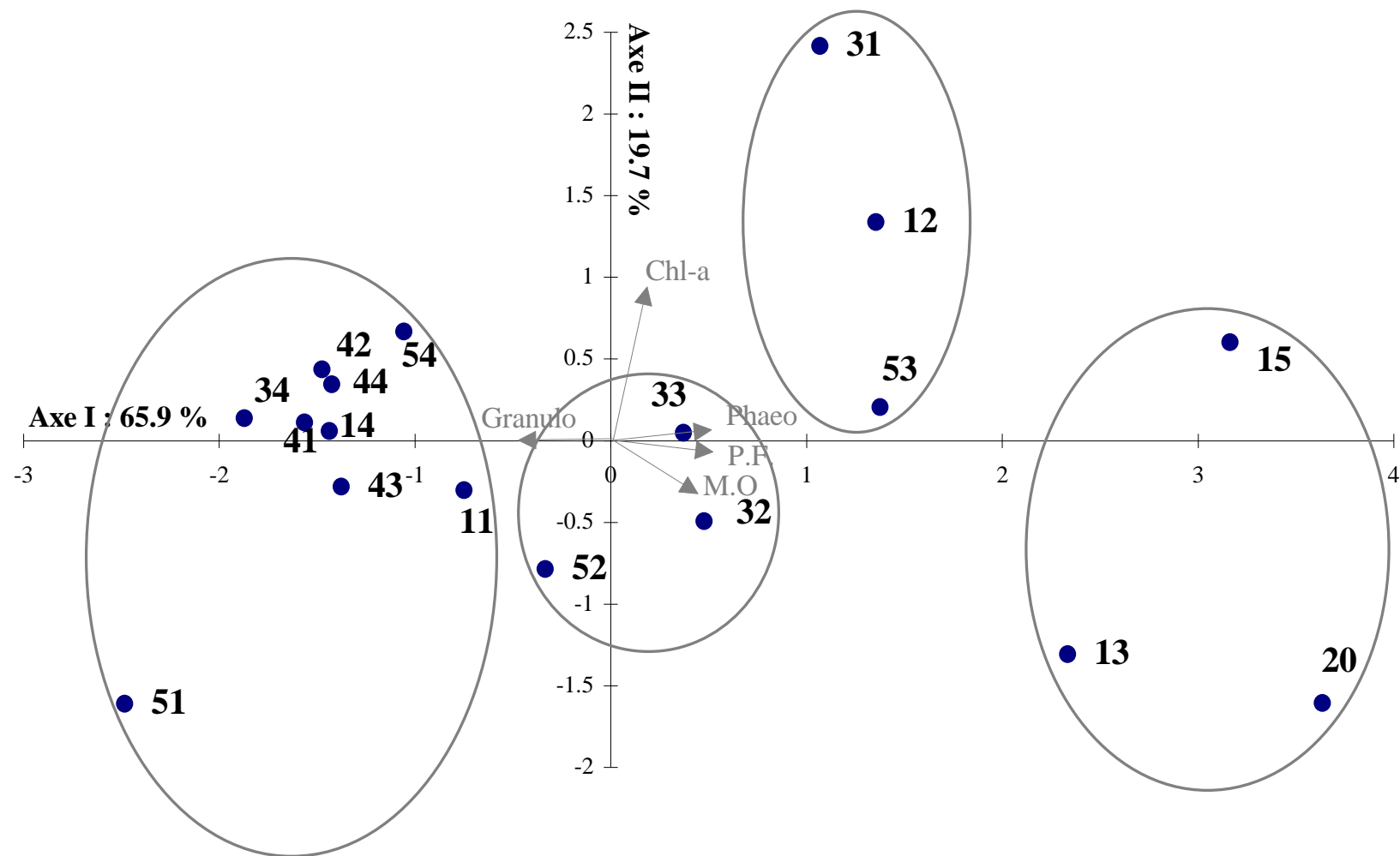


FIGURE 25 —. Distribution des stations le long du gradient granulométrique. Analyse en composantes principales sur les variables environnementales des 18 stations (moyennes sur 21 mois, sauf variable Granulo). Les axes fléchés partant de l'origine représentent le poids des composantes environnementales. Les groupes de stations homogènes sont entourés.

4.1.4. Synthèse

4.1.4.1. Origine et cheminement des apports particuliers

Les premiers résultats de l'étude de la sédimentation dans le système lagunaire de la ceinture peuplée — phase en cours du programme Antropic — font état d'une gamme de taux de sédimentation totale variant de 3.1 ± 1.83 g/m²/j à 6.17 ± 1.28 g/m²/j pour le lagon ouest (Papeete à Punaauia) et 7.04 ± 2.93 g/m²/j pour une embouchure de rivière dans le Port (résultats pour la saison humide octobre 95 à février 96). Ces valeurs sont très supérieures à celles fournies par Hansen *et al.*, (1992) — 0.87 ± 0.25 , à -5 m et 0.74 ± 0.09 , -27 m, site 1 Davies Reef (Australie), été austral — ou Charpy et Charpy-Roubaud (1990) qui indiquent 0.7 g/m²/j (converti) pour l'atoll de Tikehau (Tuamotu). Dans le cas d'une étude de Clavier *et al.* (1995), où l'effet terrigène est plus marqué (Nouvelle-Calédonie), les taux de sédimentation varient de 2 à 4 g/m²/j, les valeurs les plus fortes étant relevées près de la côte.

Parallèlement, les sections « Pluviométrie et hydrologie » (page 26) et « Teneur en éléments non carbonatés » (page 64) ont montré la valeur quantitative des flux terrigènes au niveau des radiales. Rappelons que la Nymphéa, rivière proche de la zone d'Outumaoro, a débité en situation climatique courante plus de 21 tonnes de matières en suspension vers le lagon en une seule journée.

L'écosystème lagunaire de Tahiti est bien soumis à un flux terrigène important qui produit des effets marqués au niveau des caractéristiques benthiques. Ce flux peut être naturel ou non (émissaires urbains) et est riche en éléments particuliers. Nous avons vu précédemment que, par la configuration géomorphologique, le maximum de sédimentation s'établit au niveau des zones les plus profondes (chenaux). La station 43 de Paea qui ne possède pas de chenal creusé en est l'illustration *a contrario*, avec des taux de matière organique et particules fines parmi les plus faibles. Les stations de barrière (à partir du platier interne) sont protégées des mouvements hydrodynamiques partant de la côte, vraisemblablement par l'effet des houles ou vagues diverses déferlant sur la crête récifale et assurant un courant directement opposé à celui venant du littoral : la zone de rencontre ayant lieu au niveau du chenal avec recombinaison de ces courants en une nouvelle force dirigée vers une passe. Dans certains cas comme une situation géographique particulière ou un événement climatique violent (crue de rivière notamment), le flux littoral-barrière récifale peut croître en intensité et atteindre le platier interne du récif barrière ; par exemple de la station 14 d'Arue, située près d'un rétrécissement important du lagon (distance rivage-crête d'environ 150 m), dans laquelle sédimente une part non négligeable d'éléments basaltiques. De même, l'observation de l'écosystème lagunaire lors de fortes crues a montré — notamment au niveau de la zone d'Arue — que le panache turbide issu des émissaires et rivières lors de fortes pluies et sortant par la passe peut être partiellement redirigé dans l'écosystème lagunaire en passant le récif barrière de l'extérieur vers l'intérieur.

Les caractères géologique (composition des sols riches en matière organique et matériaux érodables) et géomorphologique (que sont les pentes fortes des planèzes, le nombre élevé des cours d'eau, l'étroitesse du complexe récifal) et le caractère climatique (pluviosité saisonnière et forte) marqué de l'île de Tahiti justifient les forts taux de sédimentation mesurés au niveau des lagons.

4.1.4.2. Qualité des apports

La qualité des apports peut être abordée de façon sommaire en comparant les zones extrêmes, à savoir la zone témoin de Mahaena et la zone du Port, *a priori* la plus perturbée. La station sélectionnée dans ce site est quasi exclusivement sensible aux seuls apports d'origine

terrestres, d'une part à cause de sa situation à l'est du Port, près d'un quai, d'autre part à cause de l'isolement de la zone par les structures portuaires bétonnées (Bellan *et al.*, 1980), comme les digues et les quais qui bloquent d'éventuels effets de la barrière récifale. La zone de Mahaena est quant à elle soumise à des apports terrigènes marqués. Il apparaît que partout l'apport en particules fines est important, et conformément aux mouvements hydrodynamiques discutés précédemment, ces particules sédimentent préférentiellement dans les chenaux. Gout (1991) a attribué aux lagons un rôle de bassin de décantation (Bellan *et al.* en 1980, définissent les « fonds de décantation » comme des aires sous-marines où l'affaiblissement des actions hydrodynamiques permettent une décantation des particules fines plus importante qu'alentour). L'origine et le transport des particules peuvent être complexes : naturelle tellurique (érosion associée au ruissellement), naturelle marine (fragmentation des éléments carbonatés sous les actions hydrodynamique ou biologique) et anthropique (aménagements terrestres favorisant l'érosion ; aménagement marin telle la construction d'une structure, hôtel ou port).

Le taux de matière organique est supérieur dans le Port. D'autre part, le taux de pigments dégradés est maximal dans ce même Port (toujours malgré la présence de l'herbier en 53). La zone du Port ne peut produire de façon autonome de tels taux — d'autant plus que la suite du document révèle la pauvreté des communautés de cette zone notamment en termes de biomasse — sans apports exogènes, c'est à dire apports terrigènes. Les taux élevés de phaeopigments ne sont que peu corrélés à ceux de chlorophylle mais sont, en revanche, plus liés aux taux de matière organique et particules fines. Ainsi, il faut voir leur origine principale ailleurs que dans le microphytobenthos. De plus, la chlorophylle a se dégrade rapidement et entièrement (Sun, 1988). D'autre part, comme les couvertures en macrophytes sont peu importantes, les pigments dégradés proviennent probablement de végétaux terrestres ligneux charriés vers la structure récifale. Dans les stations de chenaux, ces débris végétaux terrestres expliqueraient une partie de la teneur en matière organique. La lignine est réfractaire aux attaques biologiques (Moran et Hodson, 1989) ; l'assimilation directe par les macro-organismes benthiques n'est pas possible et ces éléments ne sont exploitables que par des micro-organismes spécialisés (Bianchi et Massé, 1974). Leur dégradation plus lente, avec persistance de structures carbonées, favorise donc l'accumulation organique dans des stations comme les chenaux, lorsque l'hydrodynamisme ou l'activité biologique générale (bioturbation) le permettent. Le chenal de Mahaena est soumis au même principe, en raison de la présence des phanérogames marines *Halophila decipiens*. Les zones soumises à l'activité anthropique semblent fournir plus de débris végétaux à l'écosystème lagunaire. D'ailleurs l'observation des sédiments et des refus de tamis à la loupe binoculaire révèle de fortes teneurs en débris végétaux ligneux (feuilles et fragments de tiges) dans les zones du Port et d'Arue. Une étude complémentaire du ratio C/N donnerait confirmation de ce caractère qualitatif de la matière organique des stations. Une part majoritaire de la matière organique relevée dans les stations de la ceinture peuplée et due aux apports d'origine terrestre est donc liée à l'activité anthropique (entreprises, habitat, ...).

La présence accrue de matière organique dans les chenaux s'explique aussi par le fait que les particules riches en matière organique ont une gravité spécifique faible (Heip, 1995) et ne sédimentent pas dès leur entrée dans l'écosystème lagunaire (via le récif frangeant) mais plus loin, dans le chenal. Il est à noter qu'une part des taux de matière organique — quand ceux-ci sont inférieurs à 5 % (p/p) dans les stations de Tahiti — provient, probablement, en majorité de l'écosystème lagunaire lui-même (fragmentation en zone barrière, fonctionnement des peuplements benthiques ou autres, notamment production de mucus, fèces, *etc.*) ou moins sûrement d'apports externes océaniques (débris d'algues prélevés dans d'autres systèmes, ...) selon Hansen *et al.* (1992). C'est le cas des stations de platier interne et de la zone de Paea.

Les teneurs en phosphates de la colonne d'eau peuvent varier d'un facteur 35 entre un chenal à l'extérieur du Port soumis à des courants provenant de la barrière et un cours d'eau-égout débouchant dans le Port, soit une concentration pouvant atteindre jusqu'à 2.43 $\mu\text{at.g/l}$ près de la station 20 (Langomazino *et al.*, 1992 ; Nardi, 1989b). Parallèlement, ces auteurs mettent en évidence la présence anormale de métaux lourds dans les sédiments la zone du Port, et de coliformes fécaux dans la colonne d'eau, liée à l'activité humaine. Ces caractéristiques renforcent

l'hypothèse de la prépondérance d'apports anthropiques dans certaines zones. A titre de comparaison, Hily (1984) relève des taux de matière organique de 12.45 % dans le port pollué de Brest, en zone tempérée. Cette valeur correspond quasiment à celle du port de Papeete (12.65 %). Sa méthode d'estimation est aussi par perte au feu (600 °C, 10 h). Les teneurs en phosphates varient de 0.8 à 1 $\mu\text{atg/l}$. Bellan *et al.* (1980) remarquent que dans les grands ports mondiaux, tel celui de Marseille, des zones de pollution graduelle s'établissent : dans la « zone subnormale » les teneurs en matière organique des sédiments varient de 10 à 25 %, dans la « zone polluée » elles sont supérieures à 25 % et peuvent dépasser 50 % ; les phosphates peuvent représenter respectivement de 500 à 1 000 $\mu\text{at.g/l}$ et plus de 1 000 $\mu\text{at.g/l}$. Ces comparaisons mettent en évidence le problème de définition du terme « pollué » qui ne définit pas le même stade environnemental selon l'auteur.

4.1.4.3. Classification des stations

S'il est admis que les apports particuliers importants, notamment organiques, associés à des activités anthropiques sont une perturbation pour l'écosystème, et en s'appuyant sur la représentation en espace réduit (ACP Figure 25) synthétisant les résultats pour chaque variable environnementale traitée, il est possible de classer globalement les zones sur un gradient évoluant de la plus perturbée à la moins perturbée. Pour toutes les variables (matière organique, particules fines, pigments, granulométrie Tm) et au vu de l'ACP, la zone du port (zone 2) constitue le milieu le plus perturbé. A l'opposé se trouve la zone de Paea (zone 4). En position intermédiaire les zones d'Arue (zone 1), Outumaoro (zone 3) et Mahaena (zone 5) sont plus difficiles à séparer puisque les positions relatives sur le gradient varient selon les stations considérées dans chaque zone et selon la variable envisagée. Néanmoins l'ACP permet d'établir définitivement l'ordre suivant : zone 2 → zone 1 → zone 3 → zone 5 → zone 4.

Ce gradient correspond assez fidèlement à l'intensité des activités humaines sur le littoral, à l'exception de la zone de Paea qui se trouve être dans des conditions sédimentaires plus proches de celles d'un lagon d'atoll commun que d'une île haute. Cette zone se comporte en fait comme un platier interne étendu du récif barrière au rivage, ce qui correspond à sa structure géomorphologique. La délicate définition de zones polluées ne peut se baser sur la seule étude des caractéristiques sédimentaires ; elle doit aussi tenir compte de la structure de la biocoenose occupant la zone.

4.2. PEUPLEMENTS DE BACTÉRIES, MICROPHYTES, MACROPHYTES ET CORAUX

Cette section a pour but de décrire les principales caractéristiques des peuplements micro ou macroscopiques qui côtoient les peuplements de la macrofaune des sédiments. Ce sont les microphytes et les bactéries des substrats meubles du lagon, les macrophytes (algues ou phanérogames) qui peuvent être présentes tant sur les sédiments que sur les substrats durs et les coraux qui constituent principalement la strate de substrat dur.

4.2.1. Microphytes

Les connaissances concernant les microphytes sont extrapolées à partir des seules teneurs en chlorophylle *a* et phaeopigments, développées dans la section précédente. Cette partie est donc plus particulièrement destinée à la discussion de ces résultats sommaires.

Les valeurs de Chl-*a* enregistrées dans les stations de l'île de Tahiti sont très proches de celles mesurées par Villiers *et al.* (1987), à Moruroa, atoll des Tuamotu-Gambiers, soit 1.41 ± 0.41 µg/g de sédiment sec comme taux moyen. De même, elles entrent dans la gamme de valeurs relevées par Alongi (1989) dans une revue de la littérature sur les communautés benthiques tropicales, soit généralement moins de 5 µg/g de sédiment sec en récif corallien ou mangrove. Pourtant cette variable est apparue non corrélée avec la granulométrie et la profondeur des stations : Villiers *et al.* (1987) identifient en revanche une corrélation significative pour l'atoll de Moruroa, à l'instar de Plante-Cuny (*in* Alongi, 1989) pour une lagune de Côte-d'Ivoire. Sun (1994) établit la corrélation avec la profondeur. En pratique, l'absence de corrélation n'a aucune interprétation certaine et, selon Legendre et Legendre (1984), l'écologiste ne doit s'intéresser qu'aux corrélations significativement non nulles. Même s'il est probable que, d'une part la faible variabilité bathymétrique des stations (0.5 à 21 m) par rapport aux études citées et, d'autre part, l'effet de facteurs complexes non perçus et limitant cependant l'évolution du microphytobenthos de façon homogène dans les quatre types de stations d'une même zone — ces facteurs homogénéisants pouvant être d'ordre physique (turbidité dans la zone, hydrodynamisme conséquent, *etc.*), chimique (inhibiteurs divers) ou biologique (broutage, bioturbation, *etc.*) — ont un effet sur le manque de corrélation significative, il n'est pas possible dans le cadre de cette étude de dégager de conclusions sur le rôle relatif du microphytobenthos.

Il serait judicieux de développer une étude du fonctionnement du microphytobenthos (production primaire) pour détailler le rôle de ce compartiment dans l'écosystème benthique.

Les stations 31 et 51 (frangeants Outumaoro et Mahaena), la plus riche et la moins riche en microphytobenthos, montrent l'importance des conditions physiques sur ce compartiment biologique ; l'hydrodynamisme marqué (lagon ouvert) de la station de Mahaena inhibe le développement des éléments microphytobenthiques au travers de l'instabilité des sédiments, alors que la station d'Outumaoro avec une position abritée en fond de baie, dans une aire large et peu profonde, est propice à l'effet opposé. En zone de platier interne (type 4), la profondeur plus importante et la proximité de la barrière récifale régulent les actions hydrodynamiques peu violentes.

4.2.2. Bactéries

4.2.2.1. Abondance

Les abondances bactériennes (en 10^9 cellules/g sédiment sec) sont marquées par une forte variabilité spatiale, atteignant jusqu'à un facteur 10 environ entre les stations 13 (chenal Arue) et 34 (platier interne Outumaoro) : Figure 26.

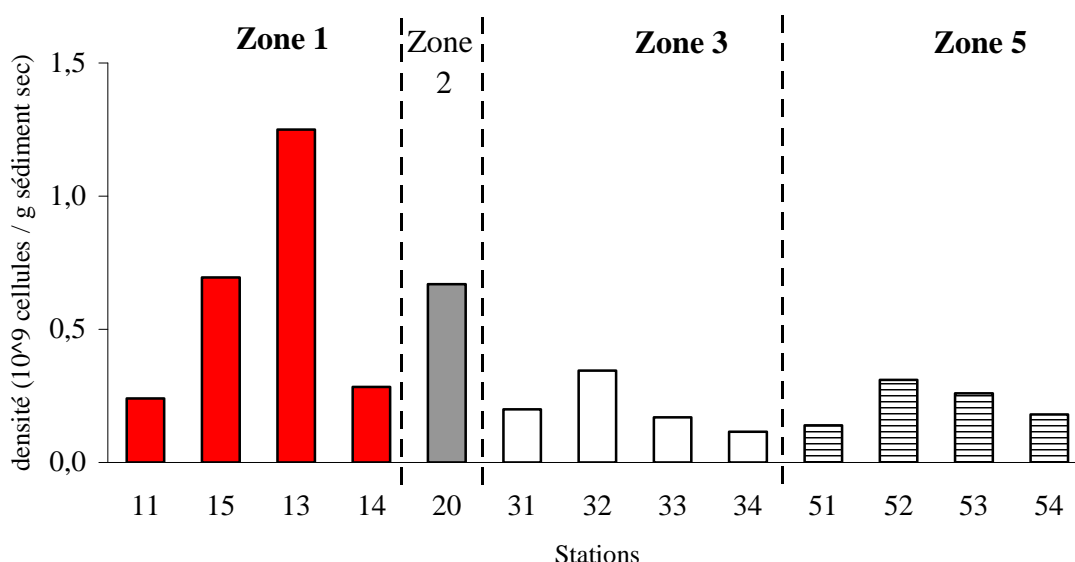


FIGURE 26 —. Densités de bactéries relevées dans les treize stations étudiées.

Un groupe de trois stations possède des valeurs fortes allant de 0.67 à 1.25×10^9 cellules/g : ce sont les stations 13 (chenal Arue), 15 (transition Arue) et 20 (Port). Les dix autres stations montrent des densités largement inférieures, de 0.12 à 0.35×10^9 cellules/g.

Aucune ségrégation nette ne caractérise les quatre types de stations groupés dans la Figure 26. Cependant, les valeurs d'abondance les plus élevées concernent les stations de type 2 (transition) et 3 (chenaux) de la zone d'Arue (zone 1) et la station du port (20). Les stations 53 et surtout 33 ont de faibles densités bactériennes. En revanche, les stations de type 1 (frangeant) et 4 (barrière) sont celles qui révèlent les plus faibles abondances.

Il faut noter le cas de la station 33 (chenal Mahaena) qui possède une densité de 0.17×10^9 cellules/g, représentant la plus faible valeur pour les stations de type 3 (chenal) et une des plus faibles valeurs relevées dans les treize stations (elle possède le dixième rang).

L'illustration par les histogrammes de la Figure 26 et de la Figure 27 permet de mettre en évidence un double gradient affectant les densités bactériennes :

- ⇒ un gradient intra-zone de densité croissant du frangeant (type 1) vers la transition (type 2), puis décroissant à partir du chenal (type 3) vers le récif barrière (type 4), à l'exception de la zone d'Arue (zone 1) qui montre un pic de densité extrêmement fort au niveau du chenal (13) ; voir Figure 26 ;
- ⇒ un gradient inter-zone est traduit par une abondance décroissante de la zone d'Arue (zone 1) vers celle de Mahaena (zone 5) — tendance visualisée par les flèches de la Figure 27 — ; pour

les chenaux et platiers internes, la zone 3 (Outumaoro) possède les plus faibles valeurs parmi les zones étudiées, induisant un gradient moins marqué.

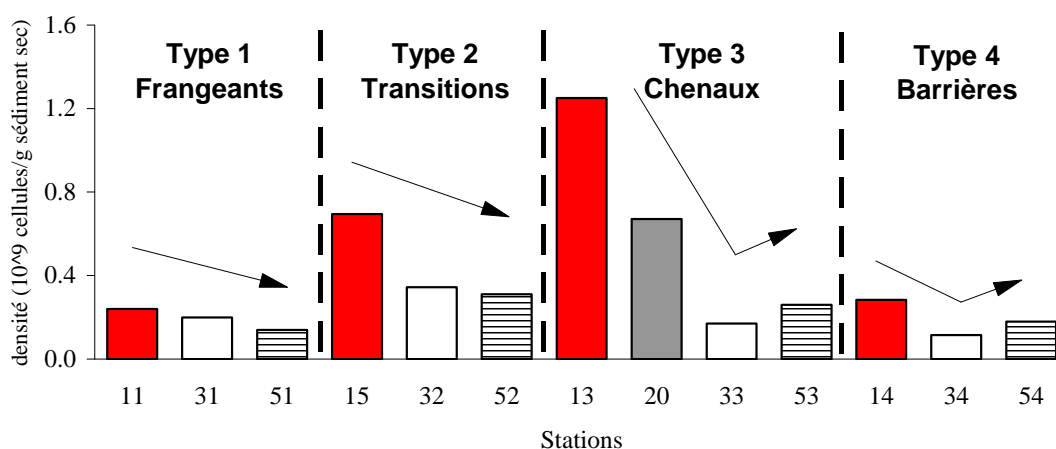


FIGURE 27 —. Densités bactériennes : tri par type de structure récifale et par zone. Les quatre motifs remplissant les bâtons correspondent aux quatre types de zones étudiés. Les flèches schématisent l'évolution le long du gradient zone 1 (→ zone 2) → zone 3 → zone 5. Barrières = platier interne du récif barrière.

4.2.2.2. Production de biomasse

Un facteur multiplicateur supérieur à 200 sépare les valeurs extrêmes (stations 15 et 34 de la Figure 28). Avec une valeur maximale de 768.69 gC/m²/an la station 15 (Arue transition) se distingue du lot des treize stations. Il en est de même pour la station 13 (Arue chenal), avec cependant une production deux fois inférieure. Enfin, toujours en considérant le rang de chaque station (valeurs de l'Annexe 3) pour la valeur de la production, un groupe de trois stations est caractérisé par des valeurs inférieures à 10 gC/m²/an : les stations 14, 34, 54, qui représentent les platiers internes. Entre ces bornes se situe le reste des stations, plus ou moins différencié en termes de rang (Figure 28).

L'analyse à l'échelle des types géomorphologiques amène donc aux conclusions suivantes pour la production de biomasse bactérienne :

⇒ les stations de type 4 (platier interne) abritent les plus faibles productions ;

⇒ les stations de type 3 (chenal) ont des valeurs intermédiaires dans l'échelle présentée (70-90 gC/m²/an environ), à l'exception de la station 13 (chenal Arue) qui possède une des valeurs les plus fortes.

Enfin les stations de la zone témoin 5 (Mahaena) ont globalement des valeurs de production inférieures à celles des zones 3 (Outumaoro) et zone 1 (Arue) : la somme des rangs de ces stations pour la production étant respectivement de 38, 29 et 18. La station du port (20), qui possède une abondance relative importante (troisième rang des valeurs), ne montre qu'une production de biomasse moyenne (87.6 gC/m²/an).

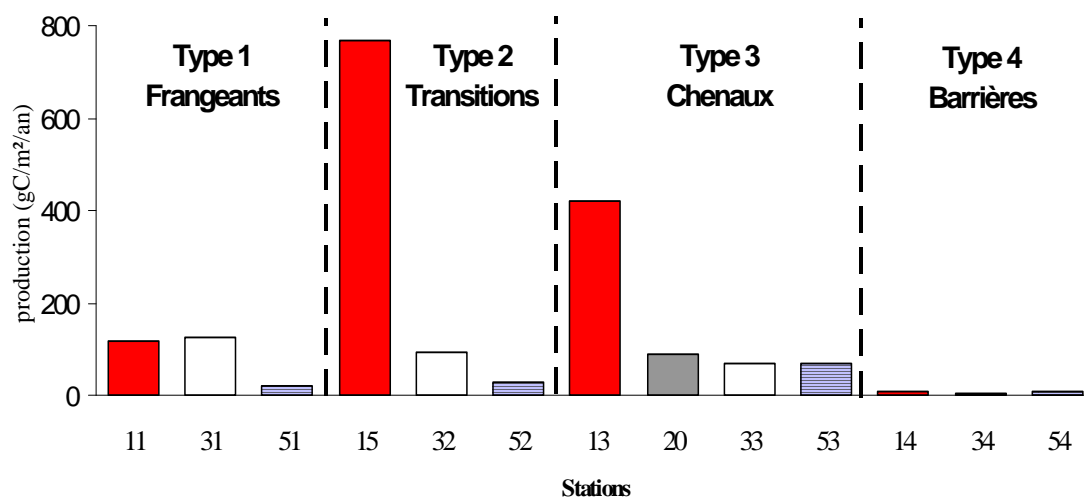


FIGURE 28 —. Production de biomasse bactérienne par type de station. Les quatre motifs remplissant les bâtons correspondent aux quatre types de zones étudiés. Barrières = platier interne du récif barrière.

Remarque : mélanger les cinq échantillons prélevés dans une station intègre la variabilité spatiale mais ne permet pas de l'estimer. Les figures de cette section sur les bactéries ne mentionnent donc pas les erreurs standards. Cependant, pour appréhender la variabilité globale (variabilité spatiale mise en évidence par l'échantillonnage et variabilité liée à la mesure), des expérimentations parallèles ont été réalisées dans la zone d'Arue à propos de la production bactérienne (incorporation de thymidine radioactive TdR). Les résultats indiquent une précision de 9 % dans le chenal et 11 % sur le platier interne (Fouquet, 1995). Cette précision inclut la variabilité de la mesure de TdR (de l'ordre de 5% pour 5 mesures; Fouquet, 1995) et la variabilité spatiale. D'autre part ces stations constituent pratiquement les extrêmes pour la plupart de mesures (abondance, biomasse et production). Vu la faible variabilité entre ces extrêmes, l'hypothèse de travail établit que la précision au niveau des onze autres stations possède des valeurs voisines. En ne tenant pas compte de la variabilité due à la mesure de TdR, il apparaît la variabilité due à l'échantillonnage est inférieure à ces valeurs (9 et 11 %). Enfin il faut noter que le calcul de la variabilité spatiale à partir de l'abondance ne produit pas de résultats fiables puisque l'imprécision de la détermination de l'abondance (de l'ordre de 30 %, J.P. Torréton comm. pers.) masque la variabilité spatiale faible.

4.2.2.3. Corrélations avec des facteurs environnementaux

Une analyse de corrélation est réalisée sur les treize stations étudiées pour leur caractéristiques bactériennes : le facteur bactérien utilisé pour les corrélations est la densité. Pour les facteurs environnementaux, la moyenne totale de chaque facteur (moyenne de huit campagnes) est prise en compte au niveau de chaque station. Le coefficient de corrélation r est de 0.85 ($p < 0.001$) pour la relation avec la matière organique, 0.70 ($p = 0.008$) pour celle avec les particules fines et 0.55 ($p = 0.05$) pour celle avec les phaeopigments. Cela équivaut respectivement à l'explication de 72, 49 et 30 % de la variation d'un facteur par l'autre. Pour les facteurs Chl-a et C-phyto les corrélations ne sont toujours pas significatives : $r = -0.07$ ($p > 0.05$).

Les résultats de Fouquet (1995) mènent à un coefficient analogue corrélant matière organique à abondance bactérienne ; dans ce cas, les mesures de teneur organique sont réalisées sur une partie aliquote des sédiments utilisés pour les analyses bactériennes. Le coefficient de corrélation est $r = 0.83$ ($p < 0.001$, $n = 23$). Ceci permet de mettre en évidence la fiabilité des moyennes annuelles pour les taux de matière organique calculés à partir des échantillons des huit campagnes de prélèvement.

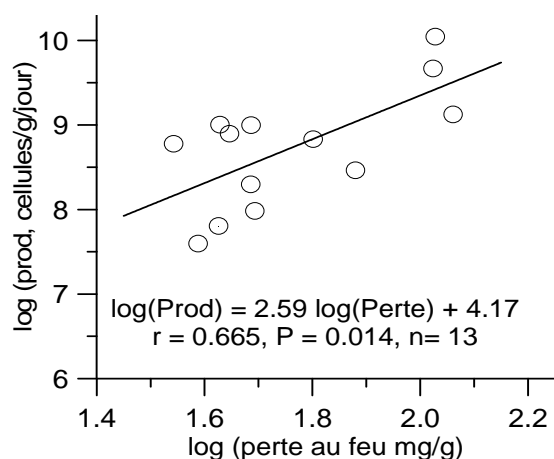


FIGURE 29 —. Régressions linéaires liant le facteur production bactérienne au taux de matière organique (perte au feu) — in Fouquet (1995).

De la même façon, Fouquet a démontré une corrélation entre les valeurs de production bactérienne et celles de teneur en matière organique par l'intermédiaire d'une régression linéaire simple (figure 29).

L'abondance bactérienne apparaît donc liée à la teneur en particules fines et en matière organique des sédiments. Les stations riches en matière organique ont les abondances bactériennes les plus fortes. Il en est de même pour le facteur production bactérienne, moins nettement, vis à vis de la teneur en matière organique, ainsi que de la densité vis à vis du taux de pigments dégradés.

4.2.2.4. Fonctionnement des communautés bactériennes

- Validité des données

Le rôle du microbenthos est connu maintenant pour son importance dans le fonctionnement des écosystèmes benthiques. Par exemple, Ducklow (1990) estime que le premier centimètre de sédiment corallien contient une biomasse bactérienne équivalant à celle d'une colonne d'eau de dix mètres. Ou encore, Hansen *et al.* (1992) établissent l'hypothèse que les bactéries sont les principaux consommateurs de carbone dans les sédiments lagunaires. Pourtant, vu la difficulté technique, l'analyse microbiologique au niveau des sédiments est encore peu développée et non standardisée sur le plan méthodologique (Torréton *et al.*, sous presse). En milieu corallien les connaissances sont encore moins étendues. Aussi, il est difficile de comparer les données obtenues dans ce cadre avec celles d'autres auteurs ou de milieux non tropicaux. Un ensemble de données sur les mangroves et lagons de la Grande barrière australienne a été obtenu à partir de méthodes similaires à celle utilisée dans ce travail (Hansen *et al.*, 1992 ; Alongi 1992). Les comparaisons d'abondance et production avec ces données sont donc fiables.

- Hypothèses sur le fonctionnement du compartiment bactérien

Des lagons de la Grande barrière australienne peuvent montrer des abondances variant de 4×10^8 à 38.1×10^9 cellules/g de sédiment sec (Hansen *et al.*, 1992 ; Alongi 1992), la densité moyenne se situant le plus souvent aux environs de 1.5×10^9 cellules/g. Les abondances bactériennes les plus fortes des sédiments du lagon de Tahiti (station 15 avec 1.25×10^9 cellules/g) apparaissent donc très faibles même pour un environnement lagunaire. Dans les sables vaseux ou les aires d'apports terrestres importants telles les mangroves les densités sont encore plus élevées et peuvent s'écarter de celles déterminées ici d'un facteur 100 (voir revue dans Alongi, 1989, tableau 1).

Pour les productions annuelles, l'échelle de valeurs australienne (dans revue par Alongi, 1990, tableau XVI) s'étend de 8 à plus de 1 600 gC/m²/an (données converties). Les platiers internes des zones du lagon de Tahiti apparaissent donc avec de très faibles abondances et activités bactériennes. En revanche, même si leur abondance bactérienne reste faible les stations vaseuses de

la zone d'Arue (13 et 15) offrent des valeurs de production analogues à celles que peut fournir une mangrove australienne ; le reste des stations, y compris celle du Port, correspondant globalement à des teneurs de sédiments coralliens non perturbés de la Grande Barrière. Dans les zones à forte production le taux de renouvellement de la biomasse variant de 1.4 à 69 heures (Fouquet, 1995) est extrêmement faible : en milieu corallien ces taux vont généralement de 1 jour (Pollard et Kogure, 1993) à 20 jours (Hansen *et al.*, 1987).

La discontinuité observée pour les valeurs de certaines variables environnementales entre les stations de platier interne et le reste du complexe récifal lié au littoral se confirme par l'étude bactériologique : les stations du platier interne sont des espaces de type milieu corallien non enrichi organiquement. Les influx de matière particulaire, notamment organique, dans l'écosystème lagonaire semblent contrôler les peuplements bactériens : les aires soumises à ces apports ont une activité bactérienne favorisée, à l'inverse des stations de barrière peu concernées par les apports terrigènes. Cependant, les similitudes mises en évidence lors de l'étude des variables environnementales entre la station du Port et la station 15 d'Arue laissent penser que les peuplements microbiens du Port peuvent être contrôlés principalement par des facteurs chimiques inhibiteurs comme les métaux lourds présents dans ce lieu. Excepté ce cas, l'hypothèse qui prévaut est donc une limitation des communautés bactériennes par le manque de disponibilité nutritive, comme cela se présente dans d'autres communautés benthiques tropicales (Alongi, 1992 et 1994). Alongi (1991) cite le rôle du phosphore dans ce type de limitation. Des analyses d'activité bactérienne (abondance et production) en saison sèche, où les apports sont limités, pourraient compléter cette hypothèse. A ce stade de l'interprétation les effets biologiques comme la bioturbation, la prédation, *etc.*, par la macrofaune, ne sont pas pris en compte.

- *Action bactérienne sur la matière organique des sédiments*

Nous avons vu précédemment (§ 4.1.4.2 page 82) qu'une part probablement conséquente de cette matière organique déposée sur les sédiments est réfractaire. Le rôle du compartiment bactérien dans la minéralisation de cette matière est essentiel. Comme dans les premiers centimètres de sédiment les conditions d'oxygénation sont généralement bonnes ($E_h > 200$ mV ; Fenchel, 1969) dans les stations étudiées, la dégradation de la matière organique est rapide, en considérant les taux de renouvellement élevés : ayant dégradé le substrat, les bactéries sont disponibles pour les populations de détritivores benthiques (Alongi, 1994). Malgré ceci une partie de la boucle microbienne (reminéralisation) reste non accessible aux macro-organismes assurant ainsi le renouvellement du matériel dissous. Ce même auteur établit l'hypothèse d'un « puits de carbone » au niveau du compartiment microbien. La présence de forts taux de matière organique dans certaines stations pourrait s'expliquer par une dégradation incomplète de la matière organique réfractaire entrant plus tard dans les cycles biogéochimiques : cependant, le devenir des bactéries dans les sédiments marins est encore mal connu (Alongi, 1994). Mieux comprendre le fonctionnement de la boucle microbienne au niveau de chaque station appelle une étude plus approfondie, notamment au niveau de la distribution verticale des bactéries et aussi de la qualité de la matière organique des sédiments.

Une étude récente (Buat, 1996) met en évidence le rôle complémentaire de la méiofaune dans la transformation de la matière organique totale des sédiments. Cette méiofaune mettrait ainsi la matière organique transformée à disposition (sous forme de fèces) du compartiment bactérien qui pourrait l'assimiler plus facilement et assurer une reminéralisation accrue. Ceci permet de comprendre que, bien que non traité dans cette étude, le rôle de la méiofaune est important pour le fonctionnement global de l'écosystème benthique, notamment dans son couplage avec le bactériobenthos.

4.2.3. Macrophytes

4.2.3.1. Sur substrat meuble

La liste des quatorze taxons récoltés au cours des campagnes de prélèvement se trouve dans le Tableau 15. Parmi ceux-ci, une espèce de phanérogame a été systématiquement récoltée à la station 53 (Chenal Mahaena) : *Halophila decipiens*. Les autres taxons sont des algues (les cyanobactéries, qui n'en sont pas, sont introduites dans le tableau à titre d'information).

Le Tableau 15 révèle que sept stations parmi les dix-huit abritent des algues macrophytes ou phanérogames : ce sont les stations de frangeant (type 1), à l'exception de la station 41 (frangeant Paea) et les stations 15 et 32 (transition Arue et Outumaoro), 33 et 53 (chenaux d'Outumaoro et Mahaena).

Les chenaux 33 et 53 apparaissent peuplés de façon monospécifique ou peu diversifiée. Ainsi à Mahaena (53) seule *Halophila decipiens* est répertoriée, et dans la baie d'Outumaoro (33) le genre *Halimeda* domine presque exclusivement, par les espèces *macroloba* et *incrassata*.

En revanche, dans les stations de frangeants (type 1), jusqu'à six taxons peuvent être récoltés au cours d'une même campagne (station 31 du Tableau 15).

Les échantillons de la station 15 d'Arue ont montré la présence d'*Halimeda macroloba* : le recouvrement y atteint 7 % (Tableau 15). Ces individus sont une prolongation du champ d'*Halimeda* de la station 11, située au-dessus.

Les genres *Halimeda* et *Halophila* rencontrés s'établissent directement sur les sédiments alors que les autres taxons se fixent sur un support solide, par exemple un fragment calcaire, isolé sur le sédiment. Les *Halimeda* spp. possèdent un thalle foliacé large et haut et un système rhizoïdal simple de type pivot ; les *Halophila decipiens* ont quant à elles des frondes relativement réduites et peu élevées au-dessus du sédiment mais leur système racinaire est complexe et ramifié.

4.2.3.2. Sur substrat dur

Le Tableau 16 montre les faibles taux de recouvrement dans les stations sélectionnées. Les taxons de substrat durs (non *Halimeda* ou *Halophila*) sont rares, c'est à dire représentant moins de 1 % du recouvrement. Certains taxons, trop peu représentés au niveau de la station, ne figurent pas dans les résultats : tel est le cas d'espèces d'*Amphiroa*, de *Gracilaria*, etc., principalement dans les stations de frangeant. Pourtant trois stations se distinguent par de forts recouvrements :

- ⇒ 31 (Outumaoro frangeant) avec plus d'un quart de la surface occupé par une espèce du genre *Spyridia* ;
- ⇒ 42 (Paea transition) avec la forte présence des phaeophycées sargasse et turbinaire ;
- ⇒ 51 (Mahaena Frangeant) avec 30 % de sargasses.

biomasse g/m²	11				15	31				32				33							51				53							
taxon	01/94 (M3)	04/94 (M4)	07/94 (M5)	10/94 (M6)	07/94 (M5)	04/94 (M4)	07/94 (M5)	10/94 (M6)	01/95 (M7)	01/94 (M3)	04/94 (M4)	07/94 (M5)	01/95 (M7)	10/93 (M2)	01/94 (M3)	04/94 (M4)	07/94 (M5)	10/94 (M6)	01/95 (M7)	01/94 (M3)	04/94 (M4)	07/94 (M5)	10/94 (M6)	10/93 (M2)	01/94 (M3)	04/94 (M4)	07/94 (M5)	10/94 (M6)	01/95 (M7)			
1= <i>Halimeda macroloba</i>	0.80	42.23	*	6.02	*	13.25	14.90	2.99	0.81	6.25	12.41	46.60				4.66	1.66		2.61	2.55												
2= <i>Halimeda incrassata</i>				1.09		31.55	183.99	*		1.28			31.60	33.43	35.30	122.44	96.09	131.29	102.58													
3= <i>Halimeda opuntia</i>										2.86	0.94																					
4= <i>Halimeda discoidea</i>																							0.27									
5= <i>Amphiroa</i> sp.	7.86																			*		*	*									
6= <i>Gracilaria</i> sp.						0.42	0.74	1.26	*																							
7= <i>Spyridia filamentosa</i>							1.10	2.80																								
8= <i>Avrainvillea</i> sp.				0.48				0.55	15.77																							
9= <i>Padina tenuis</i>							0.13														1.89											
10= <i>Dictyota cervicornis</i>																																
11= <i>Sargassum cf mangarevense</i>																					0.46	1.01	0.53									
12= <i>Hypnea</i> sp.						0.47			*																							
13= <i>algue filamenteuse</i>		9.46					1.93																									
14= <i>Halophila decipiens</i>																									13.46	1.52	5.91	5.80	18.19	?		

TABLEAU 15 —. Présence (en termes de biomasse : g PSSC/m²) spatio-temporelle des algues et phanérogames. La première ligne du tableau indique le numéro de la station ; la seconde indique la date du prélèvement suivi du numéro de campagne (entre parenthèses). * représente une biomasse non calculée, ? une donnée perdue. Les blancs indiquent l'absence de toute macrophyte sur le substrat meuble.

TABLEAU 16 —. Recouvrements d'algues et phanérogames sur chaque strate de substrat meuble (SM) ou substrat dur (SD) et bilan au niveau de l'aire totale de la station (Tous substrats). Valeurs moyennes en % ; S.E. entre parenthèses (n = 12). Le gazon observé dans certaines stations est fixé sur du corail mort.

Station	Taxon	SM	SD	Tous substrats
11	<i>Halimeda macroloba</i>	3(2)	0	3(2)
12		0	0	0
13		0	0	0
14	Gazon	0	2(2)	1.8
	<i>Turbinaria</i> sp.	0	<1	<1
	<i>Halimeda</i> sp.	0	<1	<1
15	Cyanobactéries	12(7)	0	12(7)
	<i>Halimeda macroloba</i>	7(5)	0	7(5)
20		0	0	0
31	<i>Spyridia filamentosa</i>	30(8)	27(5)	30
	<i>Halimeda macroloba</i>	1(1)	2(1)	1
	<i>Chlorodesmis</i> sp.	1(1)	0	<1
	<i>Padina tenuis</i>	0	1(1)	<1
	<i>Hypnea</i> sp.	1(1)	<1	1
	Cyanobactéries	0	<1	<1
32	<i>Halimeda</i> sp. + épiphytes	38(12)	0	38(12)
	Cyanobactéries	13(8)	0	13(8)
33	<i>Halimeda</i> sp. + épiphytes	46(7)	0	46(7)
	Cyanobactéries	<1	0	<1
34	Gazon	0	14(6)	4
	Cyanobactéries	0	3(2)	<1
41	<i>Sargassum</i> , <i>Padina</i> , <i>Turbinaria</i>			
42	<i>Hydroclathrus</i> sp.	0	8(8)	3
	<i>Sargassum</i> sp.	0	19(8)	8
	<i>Turbinaria</i> sp.	0	12(5)	5
	Gazon	0	1(1)	<1
	Chlorophycée indet.	0	<1	<1
	Phaeophycée indet.	0	1(1)	<1
43		0	0	0
44	Gazon	0	2(2)	<1
	Phaeophycée indet.	0	1(1)	<1
	<i>Sargassum</i> sp.	0	1(0)	<1
	<i>Turbinaria</i> sp.	0	1(1)	<1
51	<i>Turbinaria</i> sp.	0	<1	<1
	<i>Halimeda discoidea</i>	0	<1	<1
	<i>Chlorodesmis</i>	0	<1	<1
	<i>Sargassum</i>	0	30	27
	Phaeophycée sp.1	0	1	<1
	Phaeophycée sp.2	0	<1	<1
	<i>Padina tenuis</i>	0	10	9
52		0	0	0
53	<i>Halophila decipiens</i>	48(10)	0	48(10)
54	Phaeophycée indet.	1(1)	0	<1

4.2.3.3. Bilan

Les aires sédimentaires sont caractérisées par l'absence d'algues et phanérogames à l'exception des chenaux profonds composés de sable très fin (T_m d'environ 100 μm) : 33 et 53 (Outumaoro et Mahaena). Les zones frangeantes (type 1), plus hétérogènes au niveau de la répartition substrat dur/substrat meuble, peuvent révéler la présence importante d'algues colonisatrices de supports solides. Les effets sur d'autres facteurs environnementaux et biotiques seront donc différents, selon le type de peuplement macrophytique considéré. Les phanérogames pourront créer un effet marqué sur l'endofaune, en structurant les sédiments ou en offrant un habitat complexe. Les *Halimeda* pourront au contraire avoir un effet plus réduit pour l'endofaune et marqué pour l'épifaune sur des facteurs similaires (habitat, ...).

Remarque : le caractère saisonnier des communautés de macrophytes n'est pas abordé dans ce travail, les données n'étant pas recueillies dans ce but. Cependant, il apparaît, au vu de l'évolution des biomasses (Tableau 15), qu'une variabilité temporelle affecte les peuplements à *Halimeda* et surtout à *Halophila*, avec un pic de biomasse vers novembre, début de saison humide. Les travaux de Payri (1987) sur l'île de Moorea concluaient à des variabilités temporelles saisonnière et pluriannuelle : les espèces éphémères se développent en début de saison humide et régressent en fin de saison, les espèces pérennes se développent à la fin de la saison humide.

4.2.4. Coraux

Le Tableau 17 donne la nature et l'importance du recouvrement par les constructions coralliennes dans chaque station.

- ⇒ Les zones de frangeant (type 1) ne sont pas colonisées par les coraux, comme à Arue (zone 1) ou Paea (zone 4), ou alors sont recouvertes de dalle calcaire — vestige corallien — ou de corail mort. En fait, de petites colonies de genres variés peuvent être observées lors de l'usage d'une échelle d'observation supérieure à la station.
- ⇒ Les zones de transition de Paea (42) et Mahaena (52), sont riches et connaissent une implantation de colonies coralliennes : la représentativité des coraux vivants (ratio de la Figure 30) est supérieure à 50 %.
- ⇒ Les chenaux (type 3), ainsi que les stations de transition 12 et 32 (Arue et Outumaoro transition), ne sont composés que de sédiment.
- ⇒ Enfin, les zones de platier interne (type 4) apparaissent globalement comme les plus riches au niveau des peuplements coralliens, malgré de fortes proportions de dalle ou corail mort (jusqu'à 81 % du recouvrement).

La station 41 (Arue frangeant) possède une strate « substrat dur » constituée de blocs basaltiques décimétriques ou inférieurs : ils ne sont pas colonisés par les coraux peut-être à cause de leur mobilité relative et de l'hydrodynamisme du milieu. En revanche, les algues de genre *Sargassum* ou *Padina* se fixent sur ces solides.

L'histogramme de la Figure 30 révèle le faible taux de couverture du corail vivant au niveau des stations : il ne dépasse pas 15 % de la surface, tous substrats confondus. Le taux de corail mort, récent ou fossile (dalle calcaire), peut en revanche atteindre 41 % de la superficie sur le platier interne. Le rapport de ces deux facteurs montre donc une dominance d'éléments morts dans toutes les stations de type 4, excepté au niveau de la zone 3 (Outumaoro) qui représente un cas particulier

TABLEAU 17 —. Recouvrement des éléments coralliens dans la strate « substrat dur » (SD) et sur l'aire totale de la station (Tous substrats). Valeurs moyennes en % ; S.E entre parenthèses (n = 12).

Station	Taxon	SD	Tous substrats
11		0	0
12		0	0
13		0	0
14	Corail mort	45(16)	41
	<i>Porites</i> sp.	8(7)	7
	<i>Pocillopora</i> sp.	5(3)	5
	<i>Montastrea</i> sp.	1(1)	<1
	<i>Acropora</i> sp.	1(1)	<1
	<i>Montipora</i> sp.	<1	<1
15		0	0
20		0	0
31	Dalle	100	10
32		0	0
33		0	0
34	<i>Porites</i> sp.	18(8)	5
	<i>Montipora</i> sp.	<1	<1
41		0	0
42	<i>Porites</i> (<i>Synarea</i>) <i>rus</i>	34(14)	14
	Corail mort	<1	<1
43		0	0
44	Corail mort	46(12)	5
	<i>Porites</i> sp.	6(2)	<1
	<i>Montipora</i> sp.	1(0)	<1
	<i>Montastrea</i> sp.	<1	<1
51	Dalle	90	81
52	Corail mort	76(8)	8
	<i>Porites</i> sp.	4(1)	<1
	<i>Montipora</i> sp.	3(1)	<1
	<i>Fungia</i> sp.	3(1)	<1
	<i>Pocillopora</i> sp.	2(1)	<1
	<i>Montastrea</i> sp.	1(1)	<1
	indet.	1(1)	<1
	<i>Acropora</i> sp.	<1	<1
	<i>Herpolitha</i> sp.	<1	<1
	<i>Platygyra</i> sp.	<1	<1
53		0	0
54	Dalle	83(11)	13
	<i>Montipora</i> sp.	5(2)	<1
	<i>Montastrea</i> sp.	<1	<1
	<i>Porites</i> sp.	<1	<1

puisque le résultat valable au niveau de l'aire étudiée peut difficilement être généralisé au-delà de ces limites. En effet, hors station, ce platier interne est loin d'abriter uniquement du corail vivant. Des observations du platier interne tendent plutôt à situer le rapport vivant/mort au niveau de celui des stations 14 ou 44 (plateaux internes Arue et Paea).

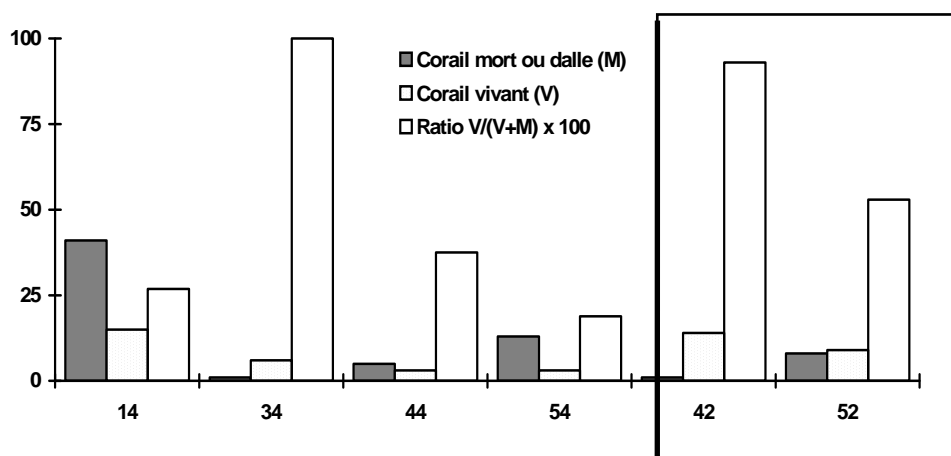


FIGURE 30 —. Taux de couverture (%) en corail vivant et mort dans les stations de platier interne et celles de transition. Le cadre isole les deux stations de transition des stations de platier interne.

En conclusion, il apparaît que, dans les cinq zones, les sédiments dominant en termes de recouvrement (à deux exceptions près ; cf. page 62) sont incompatibles avec la présence de coraux vivants. Seules les stations à granulométrie forte (sables grossiers) montrent une couverture corallienne. En se basant sur l'hypothèse de forts apports particuliers par les effluents terrestres, nous avons expliqué les forts taux de sédimentation et teneurs en particules fines des sédiments. La charge particulaire est connue pour altérer les colonies coralliennes en diminuant la pénétration de la lumière dont elles ont besoin et en recouvrant celles qui ne sont pas capable d'éjecter les particules sédimentant (Grigg et Dollar, 1990). Les stations du platier interne (type 4) sont donc toutes colonisées, ce qui renforce l'hypothèse d'une protection des aires de platier interne (par les chenaux) vis à vis des flux terrigènes. Les zones de Paea et Mahaena montrent une présence corallienne vivante plus développée au niveau des zones de transition (type 2) qui pourrait traduire des conditions de sédimentation moins intenses ou de qualité différente (moins chargée en matière organique notamment), mais la démonstration doit se faire par une étude complémentaire au niveau de ces zones.

4.3. PEUPLEMENTS DE MACROFAUNE

Cette partie traite de l'aspect principal de l'étude : la structure des peuplements de la macrofaune. Cette dernière est abordée par le biais de l'analyse des variables biomasse, densité et richesse spécifique ainsi que par l'étude de la distribution des groupes trophiques dans les communautés. L'interprétation des résultats conduit à la connaissance du fonctionnement de l'écosystème benthique, qui est abordé dans la dernière partie (synthèse générale).

4.3.1. Variations saisonnières de variables relatives à la faune

Lorsque les saisons sont bien marquées, à l'instar de zones tempérées, une mise en évidence de caractères saisonniers est facilitée. Dans le cas des zones tropicales côtières, Alongi et Christoffersen (1992) ont montré qu'aucun caractère saisonnier annuel n'est décelable, en ce qui concerne la variable biomasse de l'endofaune benthique. La démarche entreprise à propos de la mise en évidence du caractère saisonnier des variables environnementales (§ 4.1.2., page 78) est répétée pour la densité et la biomasse de la grande macrofaune : il s'agit de comparer les sources de variation spatio-temporelle pour ces variables. Les stations source d'hétérogénéité spatiale sont 11 et 31 (frangeants Arue et Outumaoro) pour ces deux variables, auxquelles il faut ajouter la station 53 (chenal Mahaena) pour la biomasse.

Les Résultats des analyses sont les suivants :

- ⇒ dans les quinze stations étudiées la densité (ANOVA, $p < 0.001$; transformation logarithmique) et la biomasse (Kruskal-Wallis, $p < 0.001$; transformation logarithmique) connaissent une baisse très significative au niveau des prélèvements de novembre 1994 ;
- ⇒ pour les 3 stations écartées les différences observées dans les densités et biomasses concernent plusieurs périodes : avril, juillet et novembre 1994.

Une hétérogénéité temporelle des facteurs faunistiques caractérise les stations, tout comme cela est observé à propos des variables environnementales. Cependant, elle ne permet pas de conclure à une rythmicité saisonnière annuelle pour les variables que sont la densité et la biomasse de la grande macrofaune. Par conséquent, les résultats des campagnes trimestrielles de grande macrofaune sont regroupés et traduits en moyenne annuelle (Zmarly *et al.*, 1994). Cette mesure permet d'intégrer la variabilité temporelle globale des variables relatives à la faune. Elle permet en outre de calculer une erreur standard basée sur la variabilité temporelle des prélèvements (la variabilité spatiale au sein de chaque station étant déjà intégrée dans le calcul des moyennes par campagne).

Sur la période étudiée (mai 1993-janvier 1995), aucun caractère saisonnier n'est donc décelé sur l'année au niveau des caractéristiques écologiques de la grande macrofaune. Une généralisation de ces résultats demanderait des études complémentaires.

La petite macrofaune échantillonnée au cours de deux campagnes (saison sèche 1993 et saison humide 1994-95) révèle un fort contraste quantitatif à propos des variables densité et biomasse, qui correspond en moyenne à un facteur 16 environ. Cet écart entre les deux séries de prélèvements pourrait être expliqué par une forte variation saisonnière annuelle au niveau de la petite macrofaune : la période du plus grand développement biologique se situant en saison humide. Cependant, il est difficile d'établir une telle conclusion sur la base de deux séries de données.

Pour conclure sur le thème de la variabilité temporelle il apparaît que les principales composantes — abondance et biomasse de la faune, et variables environnementales — de l'écosystème benthique subissent des variations temporelles, faiblement marquées, et en tous cas négligeables dans le cadre de notre étude, sauf en ce qui concerne la macrofaune de petite taille.

4.3.2. Biodiversité de la macrofaune

4.3.2.1. Richesse taxonomique

- *Mégafaune de substrats meubles et durs*

Sur les sédiments, des taxons appartenant à la mégafaune ont rarement été observés : les relevés semi-quantitatifs effectués indiquent l'absence de mégafaune dans les conditions de l'étude, sauf dans quelques stations (Tableau 18 ci-dessous) où sont essentiellement répertoriées des holothuries, dépositivores :

TABLEAU 18 —. Densités de mégafaune dans les stations. Comptage unique sur 200 m².

Station	Densité (ind./200 m ²)	Taxon
12	2	<i>Thelenota ananas</i>
42	1	<i>Holothuria (Halodeima) atra</i>
44	10	<i>Bohadschia similis</i>
51	167	<i>Holothuria (Halodeima) atra</i>

Le remaniement de surface et sub-surface par ces animaux semble être important, au vu des fèces produits et de la présence régulièrement décelée.

La station 51 (Mahaena frangeant) se singularise fortement par la densité d'holothuries, avec 167 individus pour 200 m² : compte tenu de la proportion de substrat meuble dans cette station, la densité moyenne par mètre carré de sédiment dépasse huit individus. Bien que de taille réduite (de l'ordre du décimètre), leur effet sur les sédiments de cette station doit être pris en compte pour la suite des interprétations.

Des observations au cours de divers passages sur les sites ont révélé la présence parfois régulière d'autres taxons.

⇒ Il en est ainsi à la station 15 (Arue transition), pour des grands individus de la famille des Portunidae, qu'il est impossible d'échantillonner par la méthode du carottage du fait de leur mobilité et de l'extension des terriers.

⇒ En 33 (Outumaoro Chenal), diverses espèces d'holothuries ont pu être observées dans les champs d'*Halimeda*, ainsi que des cônes de déjection ayant une base de plusieurs dizaines de centimètres. D'après les observations et tentatives de capture effectuées, ceux-ci peuvent être attribués à des entéropneustes.

⇒ En 41 l'*Halodeima atra* est régulièrement rencontrée.

Enfin des animaux nectobenthiques de taille variable — représentés en majorité par les mulets, et plus rarement par les raies armées (en 53, chenel Mahaena) — exercent une prédation et provoquent un remaniement des sédiments par leur activité de nutrition.

Sur les substrats durs la mégafaune benthique est principalement représentée par les oursins, herbivores, le genre le plus fréquemment rencontré au sein des colonies de coraux morts étant *Echinometra mathaei* (14 ± 6 ind./m² en 34, 1 ± 0 en 42 et 44 ; n = 12). En 44 (Paea platier interne) *Echinotrix diadema* ainsi que des Serpulidae sont observés (2 ± 1 ind./m² ; n = 12). Ces animaux à caractère cryptique en journée ne sont pas idéalement échantillonnés par la technique du quadrat photographique (par sa définition et sa faible perception de l'aspect tridimensionnel des pâtes de coraux), mais l'objectif visé par ces observations est uniquement d'aborder l'aspect qualitatif des substrats durs des stations afin de mieux percevoir et comprendre l'organisation globale de ces dernières. La faune des substrats dur joue un rôle important (sur la biomasse, la densité ou la production) mais les objectifs définis en début de document limitent l'étude aux sédiments.

• Taxons de la macrofaune des sédiments

L'échantillonnage par la méthode décrite en début d'ouvrage a permis l'isolement et l'identification de plus de 20 000 individus. L'identification de certains phyla ou autres taxa est souvent limitée par le coût temporel et par un manque de connaissance. Les richesses taxonomiques exprimées ici sont donc des valeurs minimales. De plus un échantillonnage encore plus poussé (bien que celui adopté possède déjà une précision moyenne de 72 %, ce qui est considérable pour ce type d'étude) permettrait probablement de récolter de nouveaux taxons.

Au niveau global

A l'échelle des cinq zones étudiées, le bilan quantitatif admet une forte richesse générale (Tableau 19). La liste des taxons récoltés figure en Annexe 4 et Annexe 5.

Les polychètes dominent la richesse en représentant 39.3 % des taxons rencontrés. Dans la petite macrofaune (2 mm < taille ≤ 0.5 mm), elles représentent plus de 70 % des taxons. Ce qui confirme l'intérêt de leur usage pour l'étude écologique : les polychètes sont étudiées particulièrement dans la section suivante.

TABLEAU 19 —. Nombre de taxons pour les différentes classes de tailles abordées. Bra = Brachyourses ; Mac = Macroures ; Biv = Bivalves ; Gas = Gastéropodes ; Sip = Sipunculien.

	Taxons distincts identifiés dans l'étude	Tous taxons récoltés sur tamis 2 mm	Tous taxons récoltés sur tamis 0.5/2 mm	Taxons présents exclusivement dans la classe >2 mm	Taxons présents exclusivement dans la classe 0.5-2 mm	Taxons communs aux deux classes
Nb total taxons	392	315	203	189	77	126
Nb esp. Polychètes	154	100	120	34	54	66
Nb taxons Bra	30	30	6	24	0	6
Nb taxons Mac	18	18	3	15	0	3
Nb taxons Biv	25	25	12	13	0	12
Nb taxons Gas	88	84	12	76	4	8
Nb taxons Sip	21	21	14	7	0	14

Les mollusques (bivalves et gastéropodes) apparaissent comme le deuxième groupe par ordre de richesse avec 28.8 % des taxons. Dans la classe ≥ 2 mm ils sont même majoritaires, avec 34.1 % des taxons (31.7 pour les polychètes) mais sont très peu représentés dans la petite macrofaune.

Les autres taxons représentent individuellement moins de 10 % de la richesse — les six groupes représentés dans le Tableau 20 sont responsables de plus de 85 % de la richesse—, les extrêmes étant représentés par un seul individu récolté pour les six campagnes d'échantillonnage.

Les deux tailles d'échantillonneurs ne sélectionnent pas les mêmes peuplements puisque déjà des différences apparaissent sur le plan de la richesse taxonomique.

Au niveau local

A l'échelle de la station, les proportions des principaux taxons gardent la même tendance. Ainsi pour la petite macrofaune (Tableau 21), les polychètes représentent en moyenne près des deux-tiers des taxons de la station : dans la zone d'Arue cette moyenne tend vers 75 %. Une relative homogénéité des peuplements s'observe donc pour la petite macrofaune, dans les groupes taxonomiques supérieurs. Pour déceler des résultats permettant de différencier les stations, il apparaît donc nécessaire de pratiquer une identification plus approfondie que le niveau du phylum ou de l'ordre. La suite de l'analyse porte essentiellement sur la grande macrofaune.

Pour la grande macrofaune (Tableau 20), trois stations se distinguent par leur richesse extrêmement forte : 31, 32, 53, avec près de 100 taxons pour le chenal de Outumaoro (33). La zone 3 (Outumaoro) est globalement la plus riche ; celle d'Arue (zone 1) se situe, en termes de richesse taxonomique, en seconde place.

Les zones 4 (Paea), 5 (Mahaena, à l'exception de la station 53, notée précédemment) et 2 (Port) sont à l'inverse les plus pauvres en unités taxonomiques avec 27 taxons dans le port. Les minima sont rencontrés dans les stations de frangeant de la zone de Paea (41) et la station du port (27 taxons). Le cas de la station 51, avec seulement 22 taxons, semble expliqué par une faible présence de sédiment (en superficie et en épaisseur), un hydrodynamisme parfois fort limitant pour les taxons non adaptés aux sédiments mobiles et la présence des holothuries.

TABLEAU 20 —. Nombre de taxons de grande macrofaune (≥ 2 mm) dans les 18 stations. Pol = polychètes, Bra = brachyours, Mac = macroures, Biv = bivalves, Gas = gastéropodes et Sip = sipunculiens.

STATION	11	12	13	14	15	20	31	32	33	34	41	42	43	44	51	52	53	54
Nb total taxons	75	70	43	77	31	27	90	59	99	63	27	45	52	57	22	31	82	50
Nb taxons Pol	14	11	8	25	8	9	37	16	31	17	12	16	17	18	11	3	18	13
Nb taxons Bra	14	2	3	7	5	3	13	4	12	4	2	3	4	5	2	1	11	3
Nb taxons Mac	4	3	3	3	5	4	4	3	6	4	1	2	2	3	1	1	4	2
Nb taxons Biv	10	9	8	0	3	1	4	5	12	5	2	7	8	5	1	6	12	4
Nb taxons Gas	13	28	10	23	4	1	12	13	13	17	3	9	12	16	3	11	20	18
Nb taxons Sip	12	9	6	5	5	6	6	11	12	4	0	2	2	1	0	2	4	3

TABLEAU 21 —. Nombre de taxons de petite macrofaune ($2\text{ mm} < \text{taille} \leq 0.5\text{ mm}$) dans les 18 stations.

STATION	11	12	13	14	15	20	31	32	33	34	41	42	43	44	51	52	53	54
Nb total taxons	47	68	51	72	26	27	72	46	61	58	27	47	44	45	15	22	46	65
Nb taxons Pol	30	38	28	40	17	18	54	30	43	40	22	35	29	32	10	12	31	41
Nb taxons Bra	0	0	0	3	1	0	2	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
Nb taxons Mac	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1
Nb taxons Biv	1	5	4	0	1	1	1	3	1	0	0	0	2	2	0	0	4	3
Nb taxons Gas	0	5	1	4	1	1	1	0	2	3	0	0	1	1	0	0	0	2
Nb taxons Sip	5	8	9	5	2	2	2	6	5	3	0	1	1	1	0	2	4	3

Polychètes

La représentativité des polychètes par station varie de 10 % (station 52) à 50 % (station 51) des taxons identifiés : la moyenne est de 29 % (Tableau 20).

Les stations de frangeant (type 1) ont les plus fortes proportions de polychètes, comme le montrent les flèches ascendantes de la Figure 31. Ceci au sein même de chaque station, où les polychètes dominent la richesse de la station, mais aussi dans les comparaisons inter-stations, où les polychètes montrent le plus fort taux de richesse absolue dans ces stations de type 1. La station 11 (Arue) ne répond pas à cette particularité et les polychètes n'y représentent qu'un cinquième de la richesse.

La richesse en polychètes croît (zones 1 et 5) ou reste constante (zone 3) depuis la station de transition (type 2) jusqu'à la station barrière (type 4). Dans la zone de Paea (zone 4) la tendance inverse est observée. Ces tendances sont schématisées par les flèches obliques et horizontales tracées sur l'histogramme (Figure 31).

La zone de Paea (zone 4) apparaît comme la plus riche en polychètes puisqu'elles y représentent 36 % des taxons. En revanche la zone d'Arue (zone 1), à l'exception de la station de barrière (14), est plus pauvre avec 20 % des taxons en moyenne des stations 11, 12, 13 et 15.

Parmi les 37 familles rencontrées au sein des 154 taxons, les Spionidae sont responsables de la plus grande part de la richesse des polychètes avec 23 espèces. Capitellidae et Syllidae avec respectivement 19 et 18 espèces sont des familles importantes en termes de richesse. Cependant, les Syllidae sont quasi exclusivement récoltés dans la petite macrofaune. Les Amphinomidae, Chaetopteridae, Cirratulidae, Hesionidae, ou Phyllodocidae ont des poids similaires (avec environ 9 espèces chacun) dans la richesse de l'écosystème lagunaire.

Mollusques

G. Richard (1982) a réalisé une étude complète sur les mollusques bivalves et gastéropodes de Polynésie française. C'est avec ses compétences que les mollusques ont été identifiés jusqu'à l'espèce. Tous les individus ont pu être dénommés, à l'exception de quelques stades juvéniles.

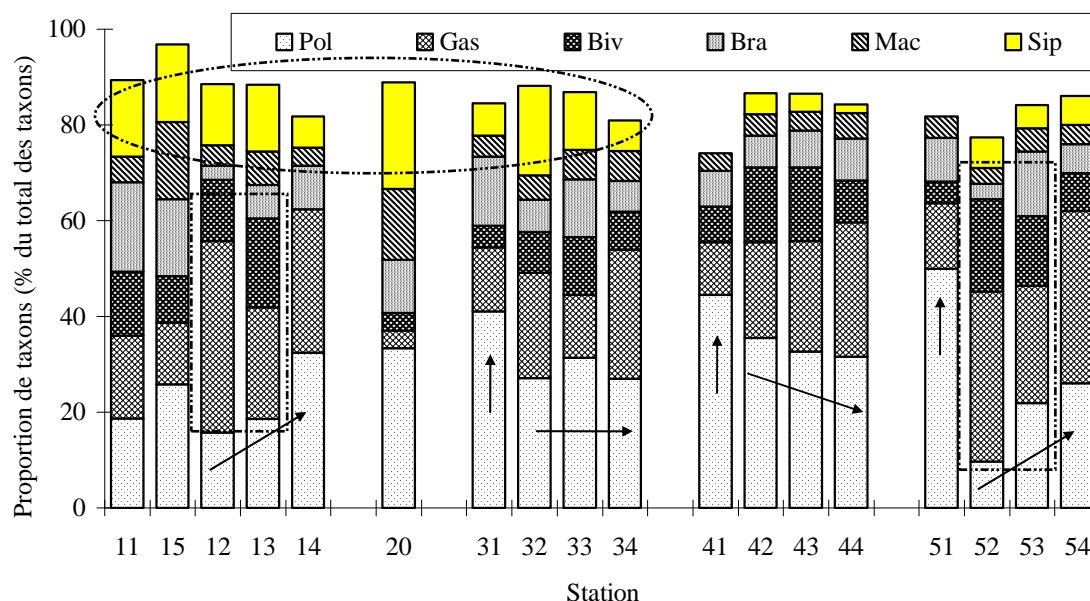


FIGURE 31 —. Représentativité (aspect qualitatif) des principaux taxons de grande macrofaune au sein de chaque station. Sip = Sipunculien ; Mac = macroures ; Bra = brachyours ; Biv = bivalves ; Gas = gastéropodes ; Pol = polychètes. Les flèches et encadrés pointillés mettent en évidence les particularités de certains taxons qui sont détaillées dans le texte.

Les mollusques, notamment gastéropodes, dominent fortement la richesse dans les stations 12, 13 et 52 (encadrés rectangulaires de la Figure 31). Les gastéropodes sont toujours mieux représentés que les bivalves ; parfois ces derniers sont même totalement absents de la station (14). Ceci est en adéquation avec les résultats de Richard (1982), qui trouve en Polynésie française 98 espèces de bivalves contre 854 de gastéropodes (sur un total de 961 espèces). Les gastéropodes sont les plus diversifiés au niveau de la zone de platier interne (type 4). Cependant les chenaux (type 3) peuvent montrer un nombre élevé de taxons, avec une bonne représentativité pour les bivalves. Les stations de type frangeant (type 1), qui sont fortement dominées par les polychètes, sont les stations les moins peuplées par les mollusques (environ 18 % de la richesse en moyenne). La station 11 offre pourtant un résultat inverse (30 % de la richesse de la station représentée par les mollusques).

Les Tellinidae assurent la plus grande part de la richesse pour les bivalves avec sept espèces. Pour les gastéropodes ce sont les Terebridae, représentées par treize espèces qui contribuent le plus fortement à la richesse. Cependant de nombreuses autres familles ont un nombre d'espèces important : Mitridae (9 esp.), Cerithiidae (8 esp.), Costellariidae (7 esp.), Nassariidae (5 esp.), Conidae (5 esp.), Naticidae (5 esp.).

Sept espèces rares sont présentes dans les échantillons (Richard, comm. pers.). Ce sont en majorité des gastéropodes.

Les Gastéropodes sont cinq espèces appartenant à quatre familles différentes :

⇒ *Cancilla praestantissima* (Mitridae) avec quatre individus récoltés dans les stations 12, 13 et 53 soit respectivement transition et chenal d'Arue et Chenal de Mahaena ;

⇒ *Neocancilla peasei* (Dohrn, 1860), Mitridae, avec 4 individus dans la station de transition 12 d'Arue (1 ind. en 13) ;

- ⇒ *Clavus pusilla* (Garrett, 1873), Turridae, avec en moyenne 2 individus récoltés dans les chenaux des zones d'Arue (13), Outumaoro (33) et Mahaena (53) et surtout 10 individus en station 12 ;
- ⇒ *Terebra polygyrata* Deshayes, 1859, Terebridae présent aux stations 12 et 53 (1 et 2 individus) ;
- ⇒ *Nassarius tabescens* (Marrat, 1880), Nassariidae, est récolté dans les stations de transition des zones d'Arue, Outumaoro et Mahaena (12 et 15, 32, 52) ainsi que dans les chenaux d'Arue (13) et Mahaena (53) ; un individu ayant même été trouvé dans la station du Port ; les abondances les plus élevées concernent les stations 12 (9 ind. sur 22 récoltés) et 53 (6/22).

Les deux exceptions sont des espèces de bivalves :

- ⇒ un Pectinidae, *Chlamys elegantissima* (?), (Deshys, 1863), quasi-exclusivement en chenal de Mahaena (53) avec une densité de 32 ind/m². Tous les individus étaient au stade juvénile. Un individu trouvé à la station 33 (Outumaoro, chenal) ;
- ⇒ un Scrobiculariidae, *Syndesmia seurati*, Lamy, 1906, présent dans toute la zone d'Arue sauf en station de platier interne (14) et dans les chenaux d'Outumaoro et Mahaena ; les abondances les plus fortes pour cette espèce étant relevées dans cette dernière station (six individus récoltés au cours des quatre campagnes, contre deux en moyenne pour les autres stations citées).

Au vu des ces informations, il apparaît que la station de transition protégée de la zone d'Arue (12) est habitée préférentiellement par six des sept espèces considérées comme rares. La présence accidentelle (un individu pour quatre campagnes) étant souvent relatée dans les stations concomitantes (15 et 13). Le chenal de Mahaena est aussi fréquenté par ces espèces (sauf *Neocancilla peasei*), moins fortement, mais les bivalves y sont les mieux représentés.

Autres taxons

Un autre groupe est représenté de façon non négligeable dans l'écosystème lagunaire de Tahiti : ce sont les sipunculiens, avec 21 taxons. Ils peuvent assurer jusqu'à 22 % de la richesse taxonomique (cas du port) mais la moyenne dans les stations est de 9 %. La Figure 31 montre que la richesse en sipunculiens est surtout développée dans les zones 1 (Arue), 2 (Port) et 3 (Outumaoro) : cette particularité est mise en évidence par la partie l'ellipse (en trait pointillé) de la Figure 31. L'identification est basée sur l'ouvrage de Stephen et Edmonds (1972). La liste des espèces se trouve à l'Annexe 5. Les connaissances sur les sipunculiens habitant les sédiments lagunaires de Polynésie sont quasiment inexistantes. Le genre *Phascolosoma* (Phascolosomatidae) est le mieux représenté avec neuf espèces répertoriées. Les individus récoltés sont généralement de petite taille, à l'exception de l'espèce *Paraspidosiphon* cf. *gigas* qui atteint l'échelle centimétrique.

Les décapodes sont aussi responsables d'une part non négligeable de la richesse taxonomique. Avec trente taxons identifiés, les brachyours sont les plus riches, suivis des macroures (dix-huit taxons). Parmi ces derniers, le genre *Alpheus* (Alpheidae) est le plus représenté. Chez les crabes, la famille des Portunidae assure la majeure partie de la richesse. Les brachyours montrent une richesse maximale dans deux types de stations : dans les stations 11 (frangeant Arue) et 31 (frangeant Outumaoro), ainsi que dans les stations 33 (chenal Outumaoro) et 53 (chenal Mahaena). Ailleurs la richesse est faible (moins de 10 % de la richesse au niveau de chaque station). Il faut noter que des espèces particulières ont été récoltées : ainsi l'espèce *Albunea speciosa* (Anomoure), qui était considérée comme endémique des îles Hawaii, est récoltée pour la première fois dans les eaux polynésiennes (Poupin, comm. pers.). Les identifications en cours devraient probablement apporter leur lot d'espèces non décrites ou non recensées en Polynésie.

Des poissons appartenant aux familles Gobiidae, Bleniidae et Ophichthidae sont régulièrement récoltés, principalement dans les stations de transition (type 2) et chenaux (type 3). Ils ne sont pas représentés dans les zones de frangeant (type 1). Ces familles sont représentées surtout

dans les stations 15 (transition Arue), 13 (chenal Arue) et 20 (Port), ainsi qu'à la station 53 (chenal Mahaena). Ces animaux ont une partie de leur activité liée au domaine benthique. Vivant dans des terriers ils ont une action de bioturbation, et par conséquent, ont un effet sur la structure des sédiments et leurs caractéristiques biogéochimiques, un effet indirect sur les autres composantes du peuplement. De plus, ils se nourrissent au niveau de la couche benthique superficielle : l'exemple des gobies est traité par Fitzhugh et Fleeger (1985). Ils sont donc intégrés dans la suite des analyses. D'autres espèces, pélagiques, comme les mulots, exercent une pression de prédation certaine sur le benthos (Blay, 1995), mais ne sont pas prises en compte dans cette étude.

Les autres groupes sont représentés chacun par un ou quelques taxons et apparaissent de manière ponctuelle, voire unique, sur l'année de prélèvement. C'est le cas des ostracodes (un taxon), des pycnogonides, échiuriens, *etc.* Ils représentent une part minime de la richesse taxonomique. Pour ces taxons, les identifications rendues difficiles par le manque de connaissance combiné à la petite taille des individus sont souvent limitées aux niveaux supérieurs de la classification taxonomique.

• Synthèse

La Figure 32 réalisée à partir de la richesse (en pourcentage) des six groupes principaux abordés précédemment permet de visualiser les affinités taxonomiques qualitatives entre les différentes stations. Avec une distance fixée à 400, les stations de platier interne (type 4) sont homogènes ; il en est de même pour les stations de frangeant (type 1), avec une richesse moins marquée. La station 11 (Arue frangeant) diffère, comme vu précédemment. Le port (20) est bien isolé sur le plan de la richesse. Les autres stations ont des affinités plus complexes et plusieurs types ont des richesses globales similaires (chenaux et transitions).

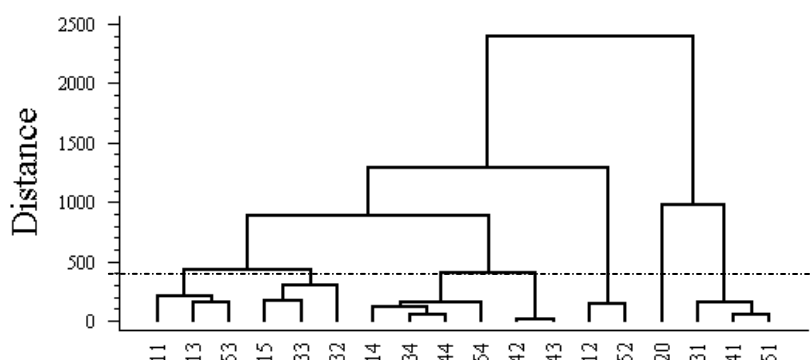


FIGURE 32 — Ségrégation de stations homogènes sur le plan de richesse générale des stations. Dendrogramme établi par groupement agglomératif à liens complets réalisé sur la matrice de distance euclidienne (racine carrée). Les données concernent le nombre moyen (moyenne annuelle) de taxons dans chacune des 18 stations. Données

normalisées : $\frac{x - \bar{x}}{\sigma}$.

4.3.2.2. Diversité taxonomique : approche quantitative

Les trois méthodes utilisées, bien que comportant certaines similarités, apportent chacune des informations différentes et complémentaires à propos de la caractérisation des stations sur le plan de la diversité. Elles sont utilisées ainsi : le modèle DIMO avec ses indices et sa représentation graphique a pour but de permettre une comparaison globale des stations, les diagrammes rang-fréquence donnent le stade d'évolution de chacune des stations sur une échelle de succession et la méthode de la contribution à la diversité (Lam Hoai *et al.*, 1987), traitée en dernier lieu, permet de connaître le poids de chaque taxon dans la diversité des stations ou de l'écosystème entier. L'approche quantitative complète ainsi l'approche générale abordée dans la section précédente.

• *Indice de Shannon-Wiener et modèle DIMO (Qinghong 1995) : diversité générale*

Les indices de Shannon-Wiener (H') pour chaque station et la richesse taxonomique (exprimée en $\log_2(S)$; S nombre de taxons dans la station) sont utilisés pour calculer le nouvel indice Q . Ces trois éléments sont exposés dans le Tableau 22 et représentés graphiquement à la Figure 33.

L'indice de diversité H' varie de 2.889 bits dans le port (20) à 5.489 bits dans le chenal d'Outumaoro (33). Les stations ont donc des caractéristiques contrastées sur le plan de la diversité (richesse et équitabilité). Comme des communautés très diversifiées sont généralement responsables d'un H' pouvant atteindre 4.5 bits par individu (Frontier, 1983) au maximum, les communautés présentes dans l'écosystème benthique de Tahiti sont donc diversifiées, voire extrêmement diversifiées pour celles ayant un indice supérieur à 4.5 (dans l'ordre croissant de l'indice les stations concernées sont : 32, 34, 53, 14, 33). Ceci suggère la présence de nombreuses espèces rares, c'est-à-dire représentées par quelques individus au cours des prélèvements.

TABLEAU 22 —. Valeurs des indices de diversité H' et Q pour la grande macrofaune (> 2 mm).

	STATION	Taxons : $\log_2(S)$	H' Shannon (bits/ind.)	Q
Arue	11	6.267	3.065	6.976
	15	5.087	4.022	6.486
	12	6.129	3.793	7.208
	13	5.459	4.297	6.948
	14	6.209	5.289	8.157
Port	20	4.807	2.889	5.609
	31	6.248	3.900	7.365
	32	5.907	4.798	7.610
Outumaoro	33	6.190	5.489	8.273
	34	5.977	4.922	7.743
	41	4.700	3.496	5.858
Paea	42	5.492	3.773	6.663
	43	5.700	4.401	7.202
	44	5.833	4.461	7.343
	51	4.524	3.875	5.956
Mahaena	52	4.954	4.528	6.712
	53	6.267	5.069	8.060
	54	5.672	3.998	6.940

La Figure 33 permet de comparer les stations, la diagonale à 45° représentant la limite maximale de diversité (H') et équitabilité (α).

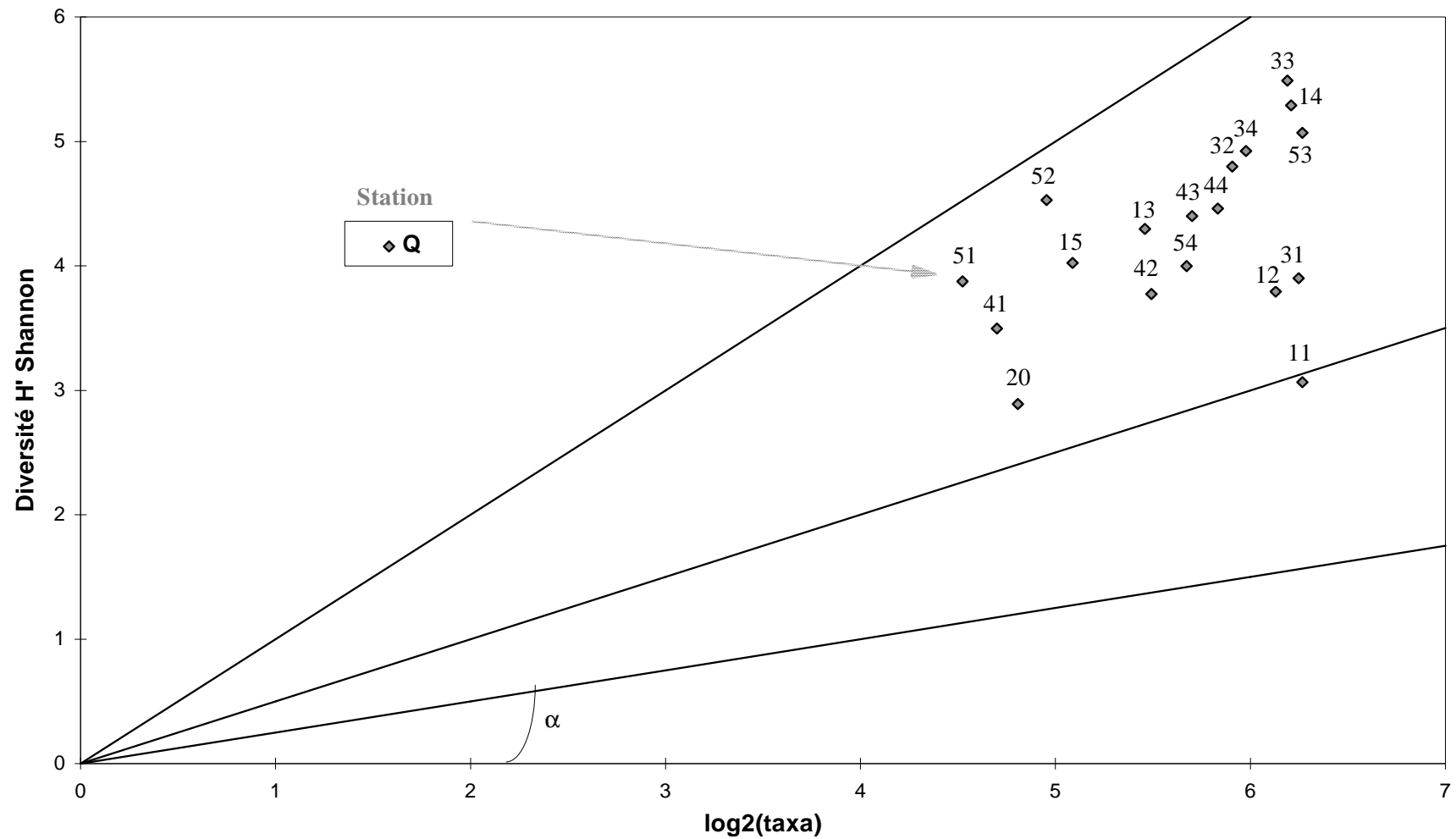


FIGURE 33 —. Modèle DIMO appliqué aux données de diversité des 18 stations.

La station du port (20) apparaît définitivement comme étant la moins diversifiée, notamment avec une équitabilité faible traduisant la dominance de quelques taxons.

Les stations du platier interne (type 4) et de la zone de Paea (zone 4) ont une diversité relative (pour cet écosystème) moyenne : à l'exception des stations 41 et 42 (Paea frangeant et transition) qui tendent vers une diversité plus faible et de la station 14 (Arue platier interne) qui, à l'opposé, tend vers une diversité extrême. De façon plus précise, pour ces stations de platier interne un gradient de diversité croissante (Q du Tableau 22) s'observe de la zone de Mahaena à celle d'Arue : zone 5 → zone 4 → zone 3 → zone 1.

Une tendance voisine est observée pour les stations de frangeant (type 1) ou de transition (type 2) : zone 4 → zone 5 → zone 1 → zone 3. A noter, le cas des deux stations de transition de la zone d'Arue : 12 et 15. La première apparaît plus fortement diversifiée. La situation protégée de cette station a conduit à une différenciation, en termes de diversité, par rapport à sa station jumelle non protégée.

Enfin, dans le cas des stations de chenal (type 3), l'évolution inter-zone de la diversité diffère. La tendance est la suivante (indices croissant) :

zone 2 → zone 1 → zone 4 → zone 5 → zone 3.

- *Diagrammes rang-fréquence (Figure 35): état de l'écosystème*

Types d'écosystèmes

L'interprétation des déformations progressives des diagrammes est réalisée en utilisant les stades décrits par Frontier (1976). La plupart des stations de l'écosystème lagunaire de Tahiti montrent des diagrammes homogènes quant à leur allure (Figure 35). Leur attribuer un stade précis est parfois hasardeux. Le cas général est une pente plus ou moins convexe terminée par un décrochement brutal, proche de la verticale. Cette situation indique un écosystème de stade mature (stade 2), selon Frontier : un exemple est donné par la courbe gauche de la Figure 34.

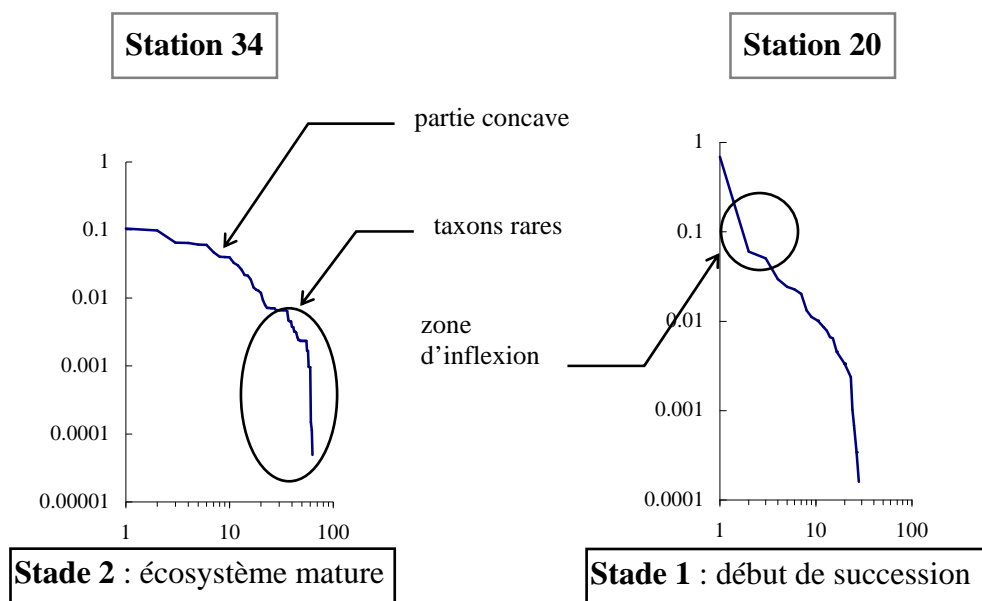


FIGURE 34.— Les stades d'évolution successionnelle rencontrés parmi les stations : courbes caractéristiques des états mature et non mature, selon Frontier (1976).

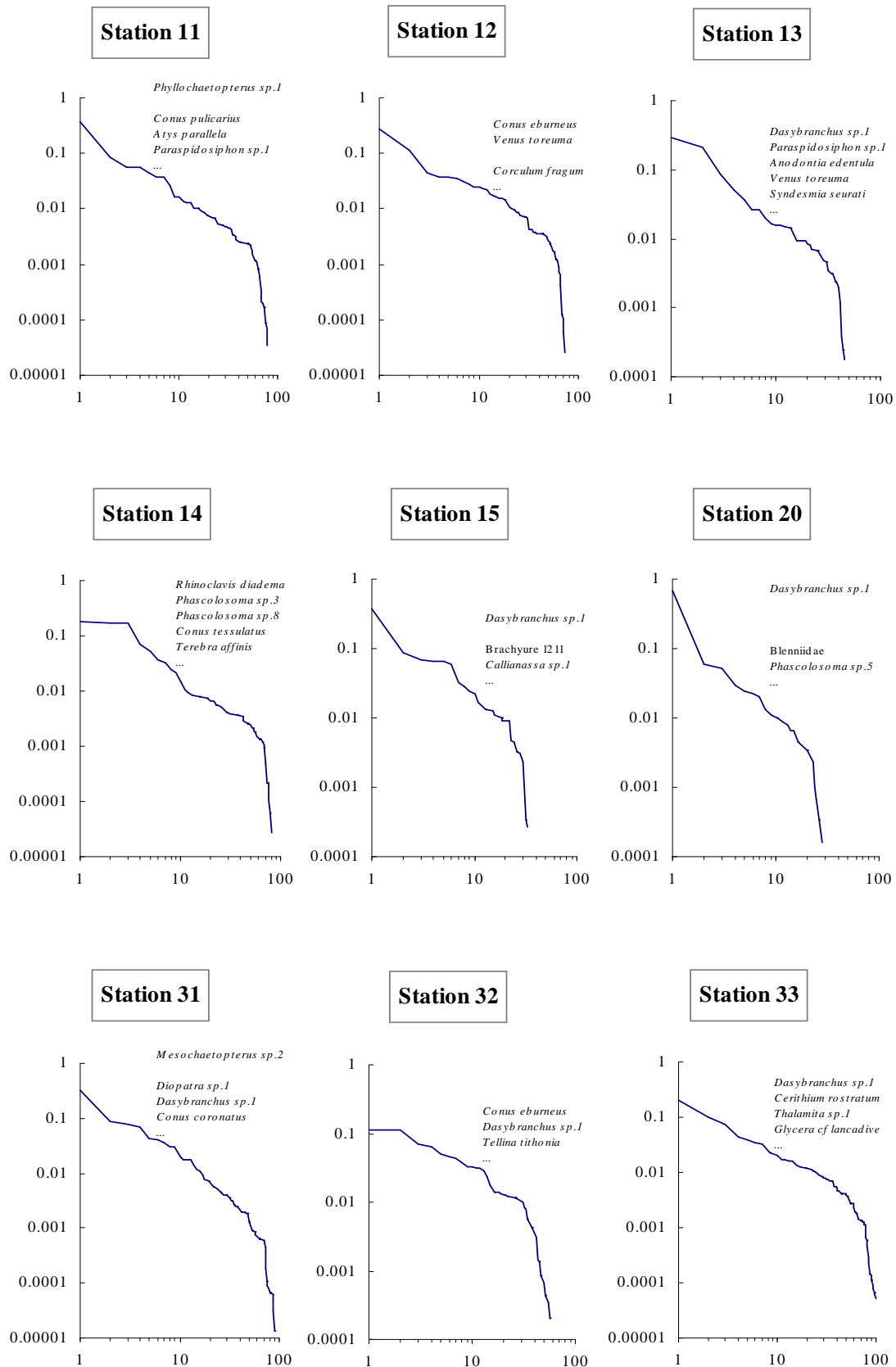


FIGURE 35 —. Diagrammes rang-fréquence par station. En abscisse : rang des taxons ; en ordonnée : fréquence relative des biomasses. Axes en échelles logarithmiques. Les taxons les plus fréquents sont cités.

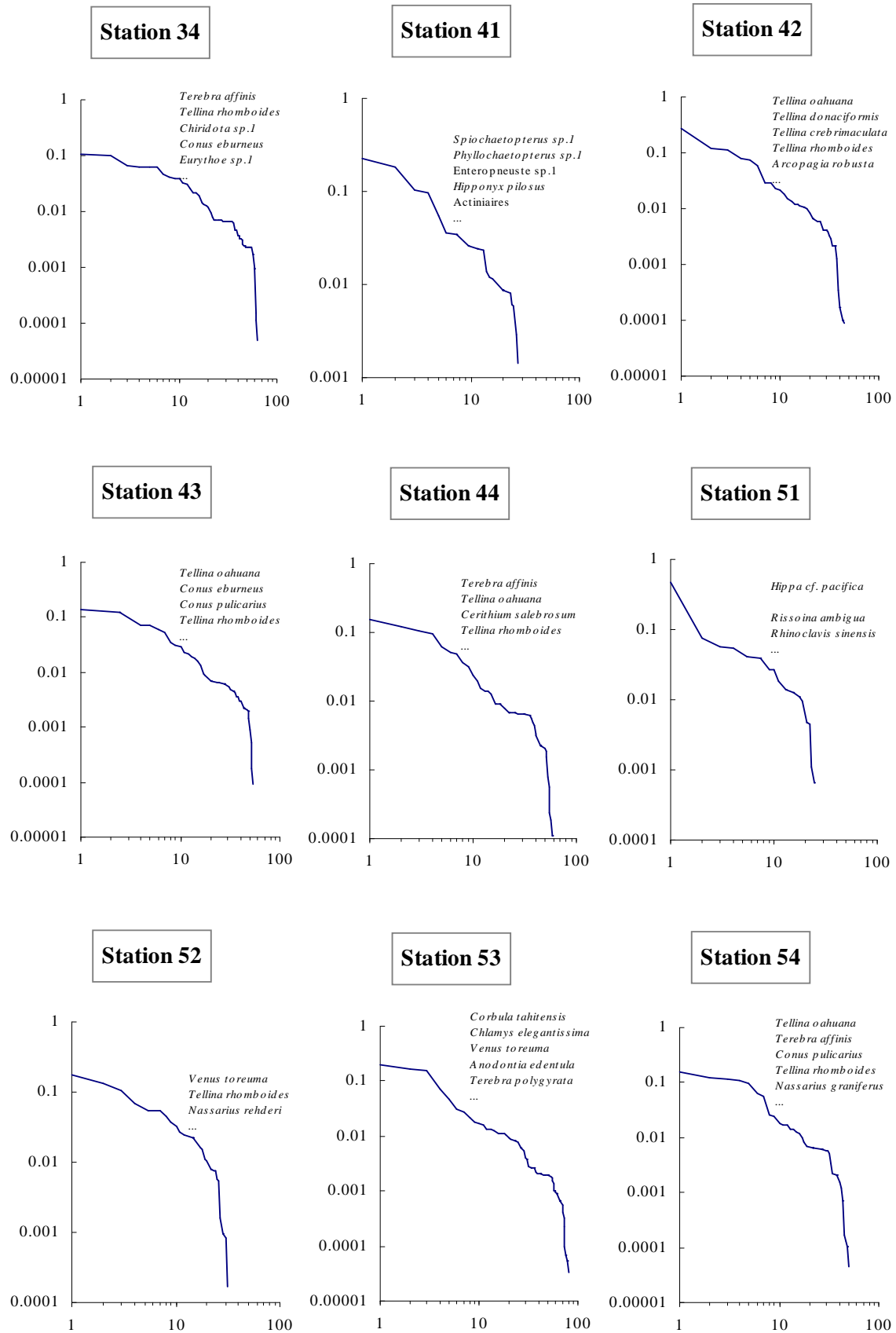


FIGURE 35BIS —. Diagrammes rang-fréquence par station. En abscisse : rang des taxons ; en ordonnée : fréquence relative des biomasses. Axes en échelles logarithmiques. Les taxons les plus fréquents sont cités.

La dominance des espèces fréquentes est peu marquée et la diversité est forte (Q fort). Les zones de Paea (zone 4) et de Mahaena (zone 5) font partie des sous-systèmes matures, excepté à l'interface avec l'écosystème terrestre, représentée par les stations de frangeant 41 et 51 (voir paragraphe suivant). Il en est de même pour la zone d'Outumaoro (zone 3), avec des stades ambigus au niveau du frangeant (31) et du chenal (33) : la station du chenal produit une courbe à tendance rectiligne (dans sa partie centrale) qui pourrait traduire un état de fin de succession (stade 3) si la diversité n'était pas aussi élevée. L'hypothèse formulée à propos de cette station établit que le système a acquis sa phase mature récemment. L'inflexion de la courbe pouvant caractériser le stade de début de succession (stade 1, exemple à la Figure 34) a disparu ; la diversité est maximale avant de diminuer vers une valeur stabilisée (Frontier et Pichod-Viale, 1993). En ce qui concerne la station du frangeant, le raisonnement est similaire : l'inflexion caractéristique du stade début de succession est à peine visible, sur l'extrême gauche de la courbe. Il s'agit donc d'un stade intermédiaire entre début de succession et maturité.

La zone d'Arue (zone 1) montre des courbes irrégulières, souvent marquées par une inflexion sur la partie gauche qui traduit un stade de début de succession. L'exemple de la station de transition 15 est net. En revanche, le cas de la station de platier interne 14 peut être assimilé à celui de la station 33 traité précédemment. Il apparaît que la partie convexe de la courbe représentant la station 12 est bien formée sur la partie droite et gagne vers la gauche (comparée aux courbes des stations 11 et 13, de même type), indiquant un accroissement de la régularité et de la diversité au cours de la succession.

Enfin, la station du Port (20) est à un stade de début de succession, avec une forte dominance par une espèce (*Dasybranchus sp.1*) et un Q faible.

La notion de maturité de l'écosystème, telle qu'elle est utilisée par Frontier (1976), semble peu adaptée aux données de cette étude réalisée sur une courte durée. En effet, l'étude d'un cycle annuel peut difficilement donner le sens de l'évolution de l'écosystème ; notamment, la différence entre les stades début et fin de succession est parfois peu perceptible à l'aide des seuls graphiques et indices de diversité.

Hily (1984) emploie la notion plus générale « d'équilibre » et de « déséquilibre ». Ainsi, les stades de début et fin de succession correspondraient à une phase de déséquilibre, alors que le stade mature est une phase d'équilibre dynamique, susceptible d'évoluer vers un déséquilibre. La confusion possible avec les modèles d'équilibre et non-équilibre présentés dans le premier chapitre, qui ne correspondent pas au même concept, amène à adopter des termes moins ambigus : dans la suite du document, nous emploierons donc les termes « structuré » et « déstructuré » à propos de l'écosystème, pour ne pas présager du sens de l'évolution de celui-ci. Les notions équilibré/déséquilibré et structuré/déstructuré sont liées dans la dynamique des systèmes écologiques, puisqu'elles traduisent également les modifications de la diversité. Cependant, tout anthropomorphisme doit être écarté : l'action anthropique est considérée comme une variable supplémentaire de l'écosystème et non pas comme une variable externe indépendante et forçante.

Finalement, les termes « structuré » et « déstructuré » servent à caractériser deux types d'états de l'écosystème, puisqu'il n'est pas judicieux d'adopter un niveau d'information inférieur (par l'usage des termes début ou fin de succession).

Caractéristiques taxonomiques

Au niveau de chaque courbe rang-fréquence, un lot de taxons rares est représenté par le fort changement de pente de la courbe (chute de la partie droite, Figure 34 et Figure 35). Ces diagrammes confirment le rôle quantitatif des taxons rares, décelé lors de l'approche de la diversité par les indices. Les fortes diversités enregistrées sont le fait de ces nombreux taxons. La dominance de quelques uns est la particularité des stations déstructurées : 20 surtout, 15 et 51. Les stations 11 et 31 (frangeants Arue et Outumaoro) sont aussi caractérisées par une forte fréquence pondérale, dues à deux espèces de polychètes Chaetopteridae : *Phyllochaetopterus* sp.1 et *Mesochaetopterus* sp.1 respectivement.

Dans les stations 15 et 20 la dominance forte est due à l'espèce *Dasybranchus* sp.1 (Capitellidae). Dans la station 51 c'est un décapode anomoure : *Hippa cf. pacifica*.

Dans le reste des stations, les groupes les plus représentés sont les gastéropodes et bivalves, à l'exception des stations de frangeant (31 et 41) où les polychètes sont dominantes.

Les caractéristiques détaillées sont apportées par le chapitre suivant sur les résultats quantitatifs.

- *Méthode de contribution à la diversité, basée sur celle de Lam Hoai et al. (1987) :*

Les résultats concernant la contribution des taxons au niveau de chaque station (contribution locale) sont exposés à l'Annexe 6.

En analysant ce tableau en annexe, il apparaît que moins de cinq taxons par station expliquent chacun plus de 5 % de la diversité. Tous les autres expliquent, chacun, moins de 5 % de la diversité. Les densités sont donc réparties de façon assez uniforme dans les différents taxons, ce qui confirme l'approche graphique du modèle DIMO où l'équitabilité (α) est forte. Les taxons dominants sont rares et expliquent au maximum 18 % de la diversité (station 20, Port, pour l'espèce *Phascolosoma* sp.5), mais généralement (c'est-à-dire environ 75 % des taxons retenus ici) moins de 10 %.

Au niveau de l'écosystème lagunaire entier (toutes stations confondues) seule l'espèce *Phascolosoma* sp.5 contribue à plus de 5 % de la diversité (Tableau 23). Une polychète Chaetopteridae, *Phyllochaetopterus* sp.1, contribue à 5 % de la diversité. Les vingt taxons suivants ont une contribution globale variant entre 1 et 4 %. Plus de 85 % des taxons récoltés sur 2 mm apportent à la diversité une contribution inférieure à 1 %. Au dixième rang, l'espèce *Diopatra* sp.1 n'est trouvée que dans la station 31 (à forte densité) et pourtant, elle apparaît au niveau de la contribution globale : ceci confirme la faible représentativité de plus de 99.9 % taxons au niveau global.

La forte représentation des espèces rares est encore mise en évidence. Les taxons rencontrés dans les sous-systèmes sont donc rarement ubiquistes et semblent inféodés à un sous-système unique. Cette particularité peut favoriser l'utilisation de taxons comme information sur la qualité du milieu dans lequel ils sont récoltés.

TABLEAU 23 —. Contribution globale des plus importants taxons à la diversité. * valeur supérieure ou égale au seuil considéré.

TAXON	Contribution à la diversité globale (inter-zone)	Seuil	
		0.05	0.01
<i>Phascolosoma</i> sp.5 (Sip)	0.06	*	*
<i>Phyllochaetopterus</i> sp.1 (Pol)	0.05	*	*
<i>Notomastus</i> sp.2 (Pol)	0.04		*
<i>Tellina oahuana</i> (Biv)	0.03		*
Actiniaires	0.03		*
<i>Notomastus</i> sp.1 (Pol)	0.03		*
<i>Glycera</i> sp.1 (Pol)	0.02		*
<i>Dasybranchus</i> sp.1 (Pol)	0.02		*
<i>Phascolosoma</i> sp.6 (Sip)	0.02		*
<i>Diopatra</i> sp.1 (Pol)	0.02		*
<i>Terebra affinis</i> (Gas)	0.02		*
<i>Themiste</i> sp.1 (Sip)	0.01		*
<i>Arcopagia robusta</i> (Biv)	0.01		*
<i>Phascolosoma</i> sp.1 (Sip)	0.01		*
<i>Cancilla filaris</i> (Gas)	0.01		*
Sipunculien indet.	0.01		*
<i>Capitellethus</i> sp.1 (Pol)	0.01		*
Nemertes	0.01		*
<i>Tellina tithonia</i> (Biv)	0.01		*
<i>Phyllochaetopterus</i> sp.2 (Pol)	0.01		*
<i>Corbula tahitensis</i> (Biv)	0.01		*
<i>Branchiomma</i> sp.1 (Pol)	0.01		*

4.3.2.3. Synthèse

La diversité apparaît très forte dans la plupart des stations. Elle est due à une grande gamme d'espèces rares. Cela signifie que chaque taxon est faiblement représenté (au pire par un individu au cours des quatre campagnes), mais le nombre de ces taxons est élevé. Dans ces conditions, les sous-systèmes étudiés sont structurés.

Les exceptions sont apparues suivant deux axes. D'une part, le long d'un gradient intra-zone, les stations de frangeant (type 1) apparaissent comme des systèmes peu structurés, avec peu d'espèces et souvent un taxon unique représentant une proportion majoritaire de la biomasse. Ces interfaces de l'écosystème lagunaire sont déstructurées. D'autre part, un gradient inter-zone distingue les zones du Port et d'Arue par leur stations déstructurées : les peuplements sont dominés par quelques taxons. Les espèces rares sont toujours présentes. Il est intéressant de noter que cette forte diversité accroît drastiquement la durée nécessaire à l'identification du matériel biologique d'une station.

La forte diversité des communautés benthiques de substrat meuble de Tahiti est confirmée par une comparaison avec les résultats de Chardy *et al.* (1987), échantillons triés sur 2 mm : ces auteurs ont récolté 387 taxons benthiques dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie, dont 24 d'algues et phanérogames, 8 d'octocoralliaires, 98 de polychètes (27 % des taxons), 63 de gastéropodes et autant de bivalves (chacun représentant 17 % des taxons), et 13 d'holothuries (méga-faune). En richesse benthique globale les deux types de milieu sont équivalents. Il en est de même, plus particulièrement, pour les polychètes. Or, la Nouvelle-Calédonie, située à l'ouest de la province biogéographique indo-pacifique, compte globalement plus d'espèces (marines) que la Polynésie située en bout de chaîne à l'est de la province. Cette situation d'isolement géographique,

combiné à l'action de vents et courants venant de l'est, produit une baisse de la diversité (Salvat *et al.*, 1993). Comme cet appauvrissement de l'ouest vers l'est du pacifique est clairement établi pour les mollusques, poissons ou algues, il apparaît que la comparaison effectuée ci-dessus peut être biaisée par des efforts d'échantillonnage différents : Chardy *et al.* (1987), ont travaillé avec une benne Smith-MacIntyre (0.1 m²). Leur maille d'échantillonnage supérieure à la nôtre peut avoir sous-estimé la diversité réelle du milieu, cependant les objectifs de leur étude n'étaient pas les mêmes que les nôtres. Dans ce même lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie, Gout (1991) calcule des diversités pouvant atteindre 5.63 bits/ind. dans des fonds de sable gris à faible teneur en particules fines. Dans des chenaux profonds envasés l'auteur trouve des valeurs aux environs de 4.5 bits/ind, mais la valeur extrême relevée à une sortie d'émissaire industriel est de 0.9 bit/ind. A Mayotte, pour la même étude, les valeurs correspondantes sont 5.4 et 3.5 environ. Ces résultats montrent que l'échelle de valeurs calculée pour le lagon de Tahiti entre dans cette gamme ; mais les comparaisons sont limitées une fois encore par les différences marquées dans les méthodes et l'effort d'échantillonnage. Ainsi, la validité de la plupart des rares comparaisons disponibles est remise en cause par les différences dans les techniques d'échantillonnage (Alongi, 1989 et 1990).

Les trois méthodes employées permettent individuellement d'apporter des informations, soit au niveau d'une comparaison de diversité entre stations (DIMO), soit au niveau de l'état d'un système représenté par une station précise (Diagrammes rang-fréquence), soit au niveau du rôle de chaque taxon dans la diversité de l'écosystème lagunaire (Contribution globale) : la contribution des taxons dans chaque station pouvant être abordée par les deux dernières méthodes citées.

Le chapitre introductif et les résultats de cette section ont montré le rôle de la diversité dans la perception de la structure des écosystèmes. La traduction de la diversité sous forme d'un indice synthétique est critiquée (Qinghong, 1995), alors que l'utilisation de représentations graphiques bidimensionnelles, complémentaires, paraît apporter toute l'information nécessaire. La convergence des résultats entre les trois méthodes utilisées dans ce travail assure une certaine fiabilité des résultats. Dans le cas où l'alternative est impossible, le choix du modèle DIMO semble le plus efficace, d'utilisation simple et riche en information.

Mais en définitive ce sont les objectifs de chaque étude qui doivent déterminer le choix de la technique d'estimation de la diversité. Le manque de standardisation des indices, mais aussi à la base, des méthodes d'échantillonnage, rend les comparaisons hasardeuses. Les valeurs brutes de biomasse et d'abondance ou simple nombre de taxons sont donc plus utiles pour une confrontation avec les données de la littérature et sont traitées dans les sections suivantes.

4.3.3. Densités

4.3.3.1. Approche globale

Les deux classes de taille étudiées possèdent des densités moyennes très différentes par leur valeur absolue (Figure 36 et Figure 37): quatre prélèvements de grande macrofaune ont permis d'isoler 8 019 individus alors que deux prélèvements de petite macrofaune, sur une surface étudiée dix fois inférieure, ont permis d'isoler 12 395 individus.

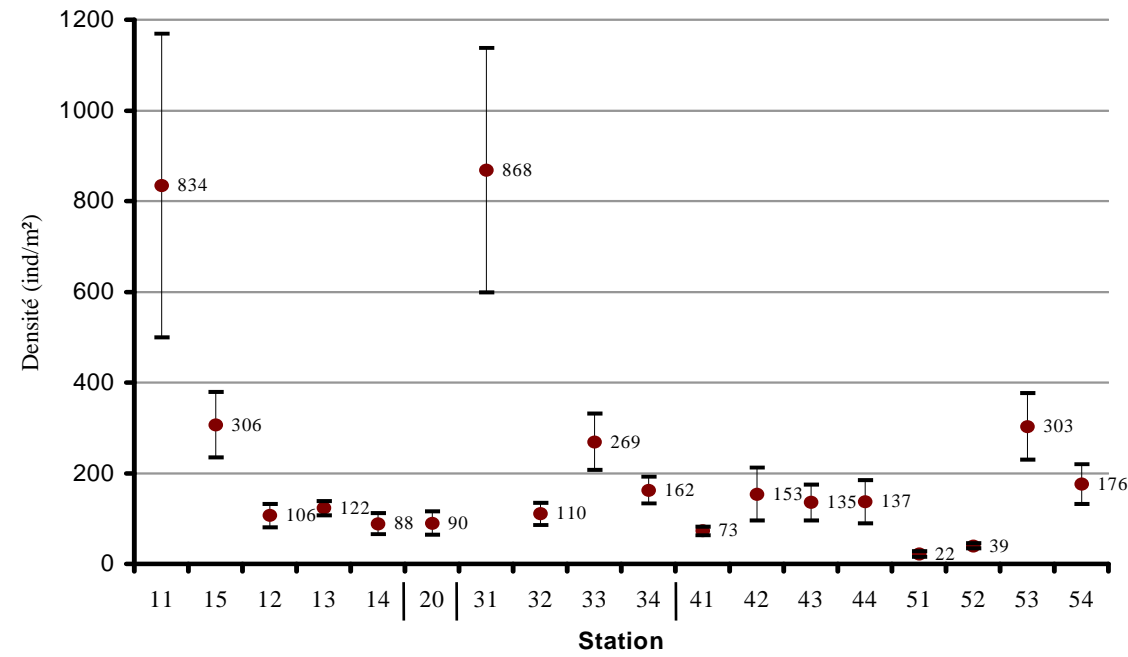


FIGURE 36 —. Moyennes et intervalles de variation des densités de la grande macrofaune (> 2 mm) sur quatre trimestres. Les barres verticales représentent moyenne \pm S.E.

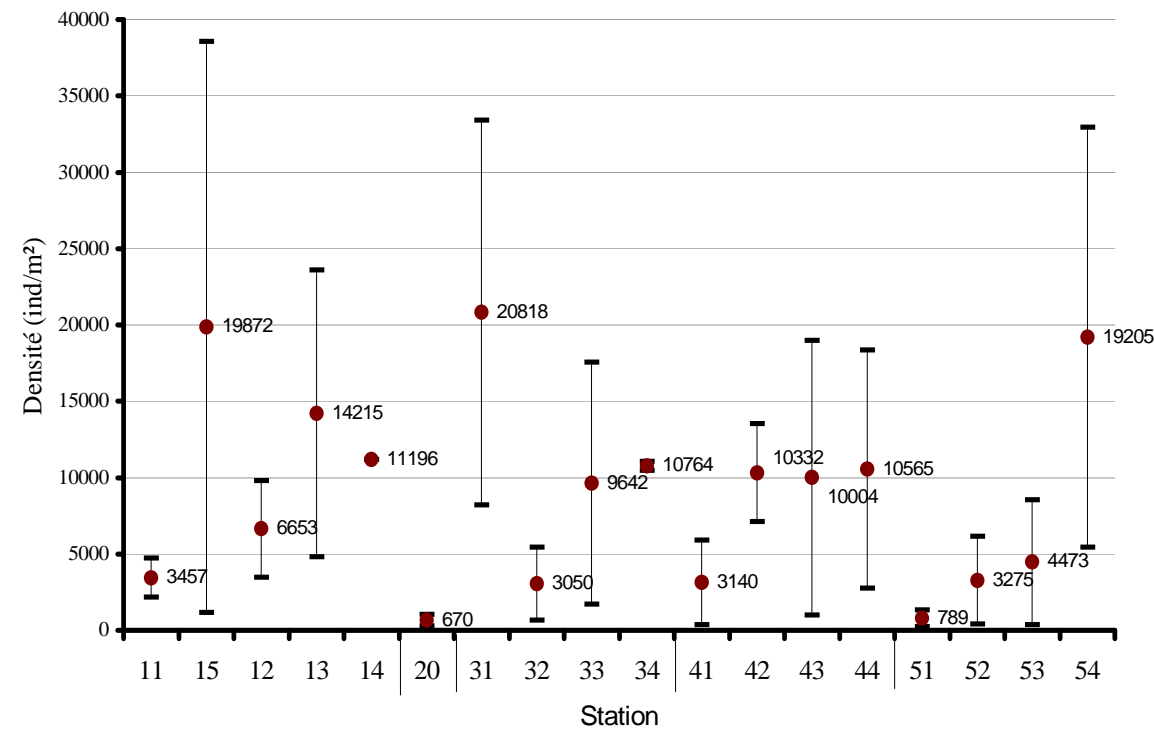


FIGURE 37 —. Moyennes et amplitudes de variation des densités de la petite macrofaune (2 mm < taille < 0.5 mm) sur deux saisons. Les barres verticales représentent moyenne \pm S.E.

Dans le cas de la grande macrofaune, les stations 11 et 31 (frangeants Arue et Outumaoro) sont remarquables par leur densité significativement supérieure à celles des autres stations : environ 850 individus par mètre carré.

Ensuite les stations 12 (Arue transition), 33 et 53 (chenaux d'Outumaoro et Mahaena) jaugent environ 300 ind./m² tandis que le reste varie aux alentours de 100-150 ind./m².

Deux stations montrent des densités très faibles avec respectivement 22 et 39 ind./m² : ce sont les stations de Mahaena (frangeant et transition) 51 et 52.

Pour la petite macrofaune la hiérarchie est modifiée, à l'exception de la station 31 qui demeure la plus peuplée avec 20 818 ind./m². Les stations 15 et 54 montrent une forte abondance (environ 19 500 ind./m²). La station 20 (Port) se trouve être la moins peuplée avec 670 ind./m². Les stations de frangeant (type 1) ont de faibles valeurs (relatives) de densité, soit moins de 3 500 ind./m², la station 31 constituant une exception très marquée. Les autres types géomorphologiques ont généralement des valeurs plus fortes, autour de 10 000 ind./m².

La densité en individus de la petite macrofaune croît du littoral vers le récif barrière (en excluant les stations 15 et 31 abordées ci-dessus)

Les zones 1 (Arue) et 3 (Outumaoro) révèlent un pic de densité sur le récif frangeant peu profond (type 1), le reste des aires géomorphologiques se cantonnant à de faibles densités. Un léger accroissement peut se présenter au niveau du platier interne du récif barrière (34). La station 33, qui présente un champ d'*Halimeda*, est une exception puisqu'une remontée des densités y est observée.

En revanche, les zones 4 et 5 (Paea et Mahaena) ont une tendance opposée, avec un accroissement de la densité du rivage vers le récif barrière. Le chenal 53, avec son herbier à *Halophila*, constitue là aussi une exception similaire à celle de la station 33.

Le schéma ci-dessous (Figure 38) résume les tendances des deux types de zones : le symbole \uparrow traduisant les pics possibles pour les champs de macrophytes. L'évolution de la densité est donc la même pour la petite et la grande macrofaune, sauf dans la zone 1 (Arue) où les tendances sont irrégulières et opposées avec tendance croissante pour petite macrofaune, décroissante pour grande macrofaune. Les chenaux à forte couverture macrophytique présentent des pics de densité de grande macrofaune (uniquement).

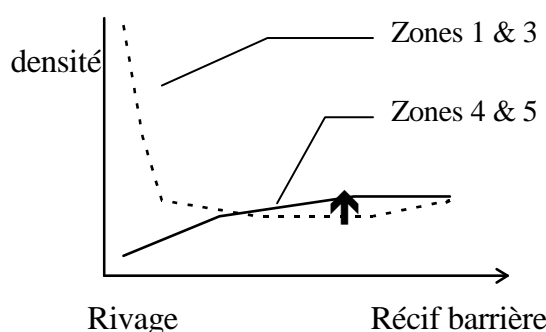


FIGURE 38 — Les deux tendances de l'évolution de la densité de la grande macrofaune, selon la structure géomorphologique (axe des abscisses) et le type de zone (nature du trait).

4.3.3.2. Approche par groupe taxonomique

Quatre groupes assurent près de 78 % de la densité totale de la macrofaune dans l'écosystème lagunaire de Tahiti. Il s'agit, dans l'ordre décroissant, des polychètes (27.0 ± 4.7 %), des sipunculien (19.7 ± 4.6 %), des bivalves (15.8 ± 4.3 %) et des gastéropodes (15.3 ± 2.6 %). Huit groupes secondaires sont responsables chacun de 1 à 4 % de la densité totale alors que les treize autres groupes mineurs pèsent moins de 1 % chacun.

Les variations quantitatives de ces groupes sont visibles dans la Figure 39. Les groupes les plus importants sont analysés particulièrement.

- *Polychètes*

Les polychètes représentent de 41.5 à 71.9 % des individus dans les stations de frangeant (type 1), alors que pour les trois autres types géomorphologiques les densités en polychètes montrent des valeurs moyennes de 24 % environ pour les zones 1 (Arue) et 3 (Outumaoro) et de 12 % environ pour les zones 4 (Paea) et 5 (Mahaena), avec une faible variabilité intra-zone entre ces trois types de stations. En observant l'histogramme, on constate un faible gradient de densité croissant de la zone 5 vers la zone 2 : zone 5 → zone 4 → zone 3 → zone 1 → zone 2.

La station 12 (Arue transition), avec un taux de 6.1 % de polychètes, soit 19.3 ± 3.3 ind./m², a la plus faible proportion. Elle s'apparente par cette caractéristique aux stations 42, 52 et 54 (Paea transition, Mahaena transition et platier interne).

Les stations de chenaux (type 3), dont celle du Port (20), présentent les valeurs les plus fortes parmi le groupe de stations à faible variabilité vu plus haut, mais les stations 33 et 53 (Outumaoro et Mahaena) avec leurs champs de macrophytes ne montrent pas de pic de densité pour les polychètes.

A un niveau taxonomique inférieur, il apparaît que les fortes dominances remarquées dans les stations de frangeant (type 1) sont dues à des individus de la famille des Chaetopteridae et plus particulièrement, aux espèces *Phyllochaetopterus* sp.1 et *Mesochaetopterus* sp.1. Dans le port, en revanche, 21.6 % de la densité est due au Capitellidae *Dasybranchus* sp.1. Cette espèce domine de la même façon les peuplements des stations 13 et 15 (taux d'environ 14 %). D'autre part, *Dasybranchus* sp.1 est quasiment absente des stations de platier interne (type 4) et des zones 4 et 5 ; elle est présente dans toutes les stations des zones 1, 2, et 3 (excepté en barrière où les taux sont < 1.5 %). L'espèce *Glycera* cf. *lancadivae* est ubiquiste puisque présente dans toutes les stations (sauf 52), à des proportions d'environ 2 à 6 % de la densité par station ; sa présence est accentuée dans les zones 1, 2 et 3 (Arue, Port et Outumaoro) par rapport aux zones 4 et 5. Quelques espèces d'Amphinomidae peuvent avoir des proportions aux alentours de 2 % de la densité par station. L'espèce *Diopatra* sp.1 (Onuphidae) atteint aussi 8.2 % de la densité de la station 31 mais toutes les autres espèces de polychètes font chacune moins de 2 % et le plus souvent moins de 1 % de la densité par station.

- *Mollusques*

Les mollusques dominent dans les zones de Paea (4) et Mahaena (5) — parfois avec les anomoures — à l'exception des stations de frangeant (type 1). Dans les stations de frangeant, ils sont peu représentés, avec un maximum de 14.6 % de la densité pour la station 51 (Mahaena frangeant), soit 3.1 ± 1.4 ind./m². Ils sont quasiment absents du Port (20), avec moins de 1 % de la densité totale. Pour le reste des stations peu de différences inter-stations tranchées sont décelables ; en revanche il est possible d'observer un gradient croissant de la densité globale des mollusques par zone : zone 2 → zone 1 → zone 3 → zone 4, zone 5.

Au niveau de la composition de ce groupe, les gastéropodes dominent dans les populations de mollusques au sein des zones de la partie basse du gradient (zones 2, 1 et 3), alors que pour les zones 4 et 5 ce sont les bivalves qui présentent une plus forte proportion.

En ce qui concerne la distribution des densités parmi les diverses espèces de mollusques, on observe une variabilité supérieure à celle constatée chez les polychètes. Peu d'espèces de bivalves ou gastéropodes ont des densités représentant plus de 15 % du total d'une station mais de nombreuses espèces ont des densités comprises entre 1 et 10 %. Ainsi, pour les bivalves, ce sont essentiellement les Tellinidae qui dominent en abondance. Le genre *Tellina* avec plusieurs espèces est particulièrement bien représenté dans les zones 4 et 5 (Paea et Mahaena) : jusqu'à 53.4 % de la diversité totale de la station 42 (essentiellement *Tellina oahuana*). En revanche, il est absent du Port (20) et peu abondant dans les zones 1 et 3 (Arue et Outumaoro), excepté à la station 34 en platier interne. *Venus toreuma* (Veneridae) est présente exclusivement dans les stations de types 2 et 3 profondes, ce qui exclut les stations de la zone de Paea (zone 4) ; mais elle est trois à quatre fois plus abondante dans la zone de Mahaena (zone 5). Pour les gastéropodes, la famille des Cerithiidae (genres *Cerithium* et *Rhinoclavis*) est rencontrée uniquement dans les stations de platier interne (type 4) ou des zones 4 et 5. Les Terebridae, incluant divers genres, sont absentes des stations de frangeant (type 1) ainsi que du Port : leur contribution à la densité totale de la station est maximale dans les stations du platier interne.

• Autres taxons

Les sipunculiens ont une tendance opposée à celle des mollusques, avec un gradient croissant zone 4 → zone 5 → zone 3 → zone 1 → zone 2. Ce groupe est très peu représenté dans les zones 4 et 5 avec moins de 7 % de la densité, si la station 54 — avec 23.4 % de la densité, soit 41.5 ± 6.6 ind./m² — est exclue du raisonnement. Les genres dominants sont *Themiste* et surtout *Phascolosoma* (avec 9 espèces).

Les anomoures, avec en général moins de 5 % de la densité totale, sont plutôt présents dans les stations du platier interne (type 4) et les zones 5, 4 et 3. Les stations 51 et 52 sont riches en anomoures, *Hippa cf. pacifica* et *Albunea speciosa* respectivement, parmi des densités faibles en valeur absolue. Il est à noter que la station 12, avec 0.8 % d'anomoures, est la seule station de la zone 1 (Arue) à présenter un taux non négligeable (2.5 ± 1.7 ind./m²).

Les céphalocordés du genre *Assymetron* sont systématiquement présents en station de platier interne (type 4) et dans la zone 4 (Paea). Un pic de densité (13.4 % de la densité totale) est également observé à la station 52.

Les actiniaires sont rencontrées dans toutes les stations hormis 15, 20, 51 et 53 qui sont des stations profondes à sédiment très fins ou exposées (51). zone 2 → zone 1 → zone 4 → zone 5 → zone 3

Les autres taxons comptent généralement pour moins de 5% de la densité de chaque station. A noter cependant, les 20.8 % des genres *Alpheus* et *Callianassa* au niveau de la station 15, à mettre en parallèle avec la présence de ces mêmes genres dans les stations 20 et 13 (Port, et chenal Arue).

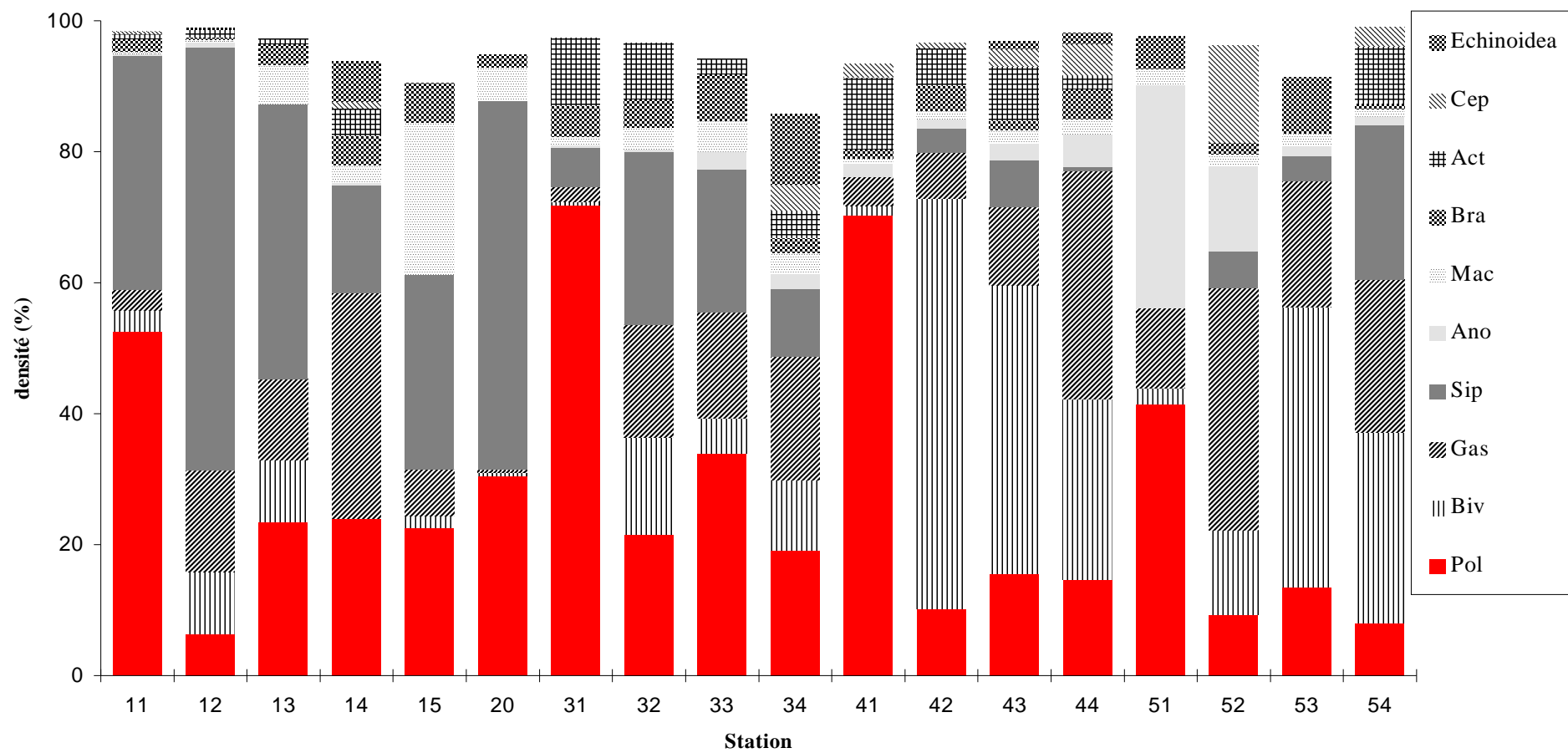


FIGURE 39 —. Densités relatives des groupes taxonomiques de la grande macrofaune. Moyenne par station sur quatre trimestres.

Remarque : l'étude de densités des peuplements est complétée par le comptage de terriers de diamètre supérieur à 5 mm ; cette étape permet de constater la présence de très nombreux terriers dans des stations ayant parfois des densités faibles (Tableau 24), comme celle du port (20).

TABLEAU 24 —. Densités de terriers (diamètre supérieur à 5 mm) de grande macrofaune. En gras, densité fortes (> 100 par m²) sur sédiment très fin.

Station	Densité terriers par m ² avec S.E. (n=12)
11	0
15	108(20)
12	160(28)
13	192(20)
14	0
20	436(21)
31	6(4)
32	15(7)
33	9(7)
34	219(9)
41	6(1)
42	22(3)
43	141(24)
44	28(6)
51	0
52	29(5)
53	59(12)
54	35(4)

Les terriers sont surtout abondants dans les parties les plus profondes de la zone 1 et du port (zone 2), dans les sédiment très fins. Ceci semble confirmer que l'échantillonnage produit une sous-estimation des densités réelles de certains composants de la grande macrofaune.

Il est probable que ces terriers sont l'oeuvre de décapodes des genres *Callianassa* et *Alpheus*, difficiles à échantillonner à cause de leur mobilité, bien que présents dans plusieurs échantillons. Cependant, comme relier ces valeurs à une densité effective d'individus paraît trop aléatoire, aucune modification n'est apportée aux densités présentées par les échantillons. D'autant plus que, dans des conditions d'hydrodynamisme peu marqué, les structures présentes peuvent persister après qu'elle aient été abandonnées.

4.3.4. Biomasses

4.3.4.1. Approche globale

Les résultats présentés dans cette section complètent l'analyse sur les biomasses déjà abordée lors dans la section sur la diversité, puisque les indices de diversité sont calculés sur les valeurs de biomasse.

Les biomasses sont en partie mesurées directement et en partie extrapolées à partir d'un poids moyen individuel (PMI), calculé pour une liste de taxons (chapitre matériel et méthodes) : elles sont présentées dans les Tableau 25 et Tableau 26 des pages suivantes. La précision de la mesure donnée par la formule d'Elliott et Décamps (1973) est de 8.5 % pour les poids de la grande macrofaune et 15.6 % pour ceux de la petite macrofaune, ce qui constitue dans les deux cas une variabilité due à la méthode tout à fait acceptable. L'examen de ces deux tableaux montre tout d'abord la grande différence de PMI entre les individus d'un même taxon mais de classes de tailles

différentes : en excluant le genre *Conus* qui tire la moyenne vers des extrêmes, les PMI de la grande macrofaune sont en moyenne 250 fois supérieurs à ceux de la petite macrofaune.

TABLEAU 25 —. Poids moyens individuels (mg) mesurés pour les taxons de la petite macrofaune. Pour la signification des acronymes se reporter à l'Annexe 4. Nb répl. est le nombre de pesées effectuées.

Maille (mm)	Taxon	Poids Moy. Ind.(mg)	S.E. (mg)	Nb répl.	Nb indiv. pesés
0.5	Ann Pol <i>Capitellethus</i>	0.022	0.010	5	146
0.5	Ann Pol <i>Notomastus</i> sp.1	0.100	0.008	3	38
0.5	Ann Pol Chaetopteridae	0.065	0.005	6	131
0.5	Ann Pol Cirratulidae <i>Cirratulus</i> sp.2	0.044	0.003	3	61
0.5	Ann Pol Hesionidae	0.019	0.002	6	132
0.5	Ann Pol Magelonidae <i>Magelona</i> sp.2	0.013	0.001	7	272
0.5	Ann Pol Maldanidae <i>Rhodine</i> sp.1	0.076	0.024	3	52
0.5	Ann Pol Opheliidae <i>Polyophthalmus</i> sp.1	0.013	0.001	4	59
0.5	Ann Pol Pisionidae <i>Pisione</i> sp.1	0.006	0.001	4	82
0.5	Ann Pol Pisionidae	0.019	0.002	3	45
0.5	Ann Pol 1328	0.004	0.000	3	51
0.5	Ann Pol Questidae	0.007	0.001	6	99
0.5	Ann Pol Spionidae <i>Scolecopsis</i> sp.1	0.043	0.008	3	33
0.5	Ann Pol Spionidae autres	0.040	0.004	11	78
0.5	Ann Pol Syllidae Exogoninae sp.1	0.007	0.001	3	188
0.5	Ann Pol Syllidae <i>Sphaerosyllis</i>	0.005	0.001	3	409
0.5	Ann Pol Syllidae <i>Typosyllis</i> sp.2	0.013	0.001	3	189
0.5	Ann Pol Syllidae autres	0.006	0.000	16	1 463
0.5	Ann Pol autres	0.044	0.013	133	4 138
0.5	Cni Act	0.135	0.021	5	85
0.5	Art	0.027	0.010	3	30
0.5	Mol Biv	0.125	0.038	6	76
0.5	Ntd	0.002	0.000	27	3 011
0.5	Nem	0.056	0.011	29	209
0.5	Sip	0.038	0.009	11	187
0.5	Pla	0.037	0.012	3	19

TABLEAU 26 —. Poids moyens individuels (mg) mesurés pour les taxons de la grande macrofaune. Pour la signification des acronymes se reporter à l'Annexe 4. Nb répl. est le nombre de pesées effectuées.

Maille (mm)	Taxon	Poids Moy. Ind.(mg)	S.E. (mg)	Nb répl.	Nb indiv. pesés
2	Amp	0.3	0.1	2	4
2	Ann Pol Amphinomidae	4.8	7.3	4	14
2	Ann Pol <i>Dasybranchus</i> sp.	26.7	9.0	17	35
2	Ann Pol <i>Glycera</i> sp.	4.3	0.7	16	41
2	Ann Pol <i>Notomastus</i> sp.1 (+Capitellethus)	0.4	0.1	5	20
2	Ann Pol Spionidae (+Syllidae)	0.3	0.1	4	32
2	Ann Pol autres	5.3	2.4	17	402
2	Ano Hippidae et Albuneidae	5.0	0.8	5	9
2	Ano autres	1.8	0.8	4	24
2	Bra + Sto	16.0	4.2	24	41
2	Cni Act	2.2	0.2	7	32
2	Ecd Holothurioidea juv	4.3	0.2	4	21
2	Ecd Ophiuroidea	0.1	0.0	2	4
2	Ecd Regularia juv	4.6	0.7	2	7
2	Ecd Spatangidae juv	3.8	1.2	5	29
2	Ent	7.8	0.7	2	9
2	Mac Callianassidae	13.6	6.9	5	14
2	Mac autres	7.2	1.9	15	36
2	Mol Biv <i>A. robusta</i>	6.9	1.1	7	68
2	Mol Biv <i>T. oahuana</i>	5.0	1.4	6	42
2	Mol Biv <i>T. rhomboides</i>	21.8	7.0	8	18
2	Mol Biv <i>V. toreuma</i>	29.1	7.9	6	43
2	Mol Biv autres	20.9	6.3	11	180
2	Mol Gas <i>C. filaris</i>	3.5	0.7	12	43
2	Mol Gas <i>Cerithium</i> sp.	8.4	2.9	7	33
2	Mol Gas <i>Conus</i> sp.	143.7	37.4	5	8
2	Mol Gas <i>Imbricaria</i> sp.	8.4	2.9	5	11
2	Mol Gas <i>Nassariidae</i>	17.7	6.7	6	15
2	Mol Gas <i>Rhinoclavis</i> sp.	22.0	10.1	4	8
2	Mol Gas <i>Terebra affinis</i>	11.2	3.5	7	29
2	Mol Gas autres	14.9	3.5	47	154
2	Mol Gas Nudibranchia	12.7	4.6	2	3
2	Nem (+ Pla)	3.7	1.9	8	12
2	Ost	10.2	1.4	10	19
2	Sip <i>Aspidosiphon</i> sp.	17.8	4.7	5	6
2	Sip autres	0.5	0.1	18	122

Les variables biomasse et densité évoluent de façon similaire au niveau de chaque zone. La Figure 38 reste donc valable pour décrire la tendance.

La biomasse maximale de la grande macrofaune est de 4 400 mg/m² au niveau de la station 31 (Outumaoro frangeant), ce qui correspond à une biomasse totale de macrofaune de 5 512 mg/m² une fois ajoutées les valeurs de la petite macrofaune. La valeur la plus faible est 206 mg/m² (51, frangeant Mahaena). La biomasse moyenne dans l'écosystème lagunaire de Tahiti est de $1\,541 \pm 293$ mg/m² sans la petite macrofaune et $1\,790 \pm 333$ mg/m² avec.

La biomasse annuelle totale de la petite macrofaune est sept fois inférieure à celle de la grande macrofaune (présentée à la Figure 40). Ainsi, pour la station 52, la petite macrofaune représente seulement 24.30 ± 19.71 mg de biomasse: le maximum étant de 395.52 ± 302.08 mg à la station 12. La valeur $1\,112.69 \pm 523.22$ mg de la station 31, exceptionnellement forte par rapport à celles des autres stations, fait figure de cas particulier. La biomasse moyenne, en excluant cette dernière station, est de 198.22 ± 29.39 mg.

Les biomasses de la petite macrofaune sont donc beaucoup plus faibles mais sont à prendre en compte dans l'étude du fonctionnement de l'écosystème lagunaire de Tahiti.

Comme pour la variable densité, la Figure 40 révèle un pic de biomasse dans les stations de frangeant des zones 1 et 3 (Arue et Outumaoro) et un pic de biomasse dans les stations à champ de macrophytes : 53 et, dans une moindre mesure, 33.

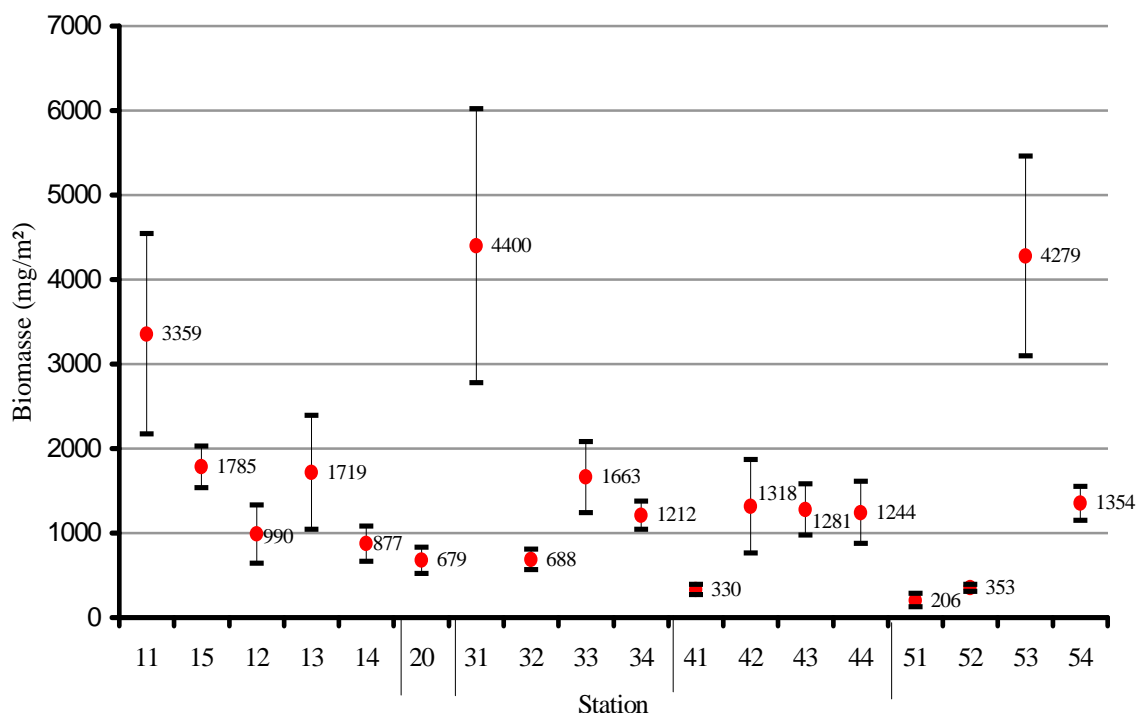


FIGURE 40 —. Moyennes et intervalles de variation de la biomasse totale de la grande macrofaune (> 2 mm) sur quatre trimestres. Les barres verticales représentent moyenne \pm S.E.

Il est possible de caractériser des groupes de stations homogènes pour cette variable à partir d'un groupement agglomératif basé sur les biomasses des six principaux taxons (Figure 41).

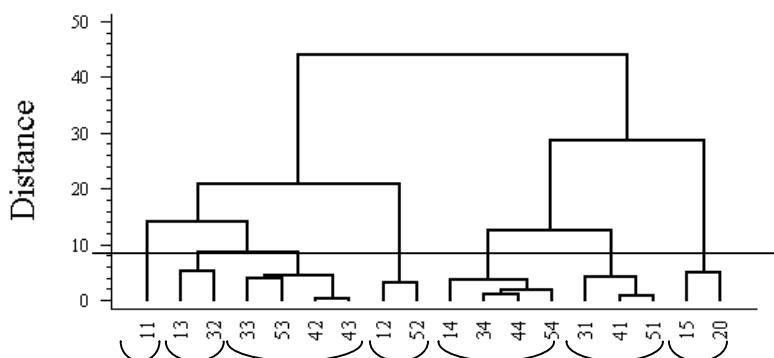


FIGURE 41 —. Dendrogramme des groupes de stations définis sur la base des biomasses moyennes des taxons Pol, Gas, Biv, Sip, Bra et Mac (ensemble > 90% de la biomasse). Les stations homogènes sont délimitées par un arc de cercle en abscisse. Groupement agglomératif à liens complets sur la matrice de la racine carrée des distances euclidiennes.

Données normalisées : $\frac{x - \bar{x}}{\sigma}$.

La distance fixée arbitrairement à 8 permet de dégager six groupes de stations, plus une station isolée, la station 11 (Arue frangeant) qui possède donc des caractéristiques uniques dans la distribution des biomasses dans les différents taxons. Trois groupes principaux structurent les résultats de l'analyse : le groupe incluant les stations de frangeant (à l'exclusion de celle traitée ci-dessus), celui comprenant les stations de platier interne (type 4) et celui, plus hétérogène, groupant les stations de chenaux sauf la station 13 (Arue chenal) mais intégrant aussi la station 42 (Paea transition). Trois couples complètent le groupement : 13 et 32 ; 12 et 52 ; 15 et 20.

Les quatre types géomorphologiques délimités (frangeant, chenal, platier interne et moins distinctement, le type transition) constituent donc des entités hétérogènes, sur le plan des biomasses des différents taxons et forment des entités géographiques distinctes. En revanche, dans chaque type géomorphologique les zones définies sont homogènes, à l'exception de la zone d'Arue (zone 1). Le Port (20) et la station 15 (Arue transition) ont de fortes affinités à propos des caractéristiques de la distribution des biomasses. Le détail du poids des divers taxons dans les stations est considéré dans les paragraphes suivants.

4.3.4.2. Approche par groupe taxonomique

Près de 75 % de la biomasse de l'écosystème est assurée par les gastéropodes (28.3 ± 4.0 %), polychètes (25.3 ± 5.4 %) et bivalves (21.1 ± 4.7 %). Les sipunculien, qui représentaient près de 20 % de la densité totale, n'assurent plus que 6.3 ± 2.1 % de la biomasse totale. Les décapodes macroures, brachyours et anomours équivalent ensemble à 17 % de la biomasse totale. Les actiniaires et poissons atteignent la proportion de 1.2 ± 0.4 % et 1.3 ± 0.5 %. Tous les autres taxons ont une contribution inférieure à 1 % de la biomasse totale (9 taxons sur 25) ou 0.1 % (7 taxons sur 25). Les biomasses sont donc largement dominées par les trois groupes principaux de mollusques et annélides.

• Polychètes

Les différences inter-stations sont plus marquées que dans le cas des densités. La part des polychètes dans la biomasse des zones 4 et 5 (Paea et Mahaena) devient minoritaire (à l'exception de la station frangeante de Paea, 41 avec 58.4 %). Il en est de même pour les stations de platier interne 14 et 34 (Arue et Outumaoro) et la station 12 (Arue transition). En revanche, les stations de frangeant (sauf 51) ont un pic de polychètes (48 à 62 % de la biomasse par station): la station 31 comprend ainsi 2 734 mg/m² de polychètes. La station du port inclut 77.6 % de polychètes, ce qui

correspond à 526 mg/m². Les stations 33 et 53 (chenaux Outumaoro et Mahaena) diffèrent pour cette variable puisqu'elles affichent respectivement 29.4 et 1.5 % de polychètes. Les chenaux, à l'exception de cette dernière station 53, montrent un pourcentage de polychètes supérieur à celui des stations adjacentes, de type 2 ou 4.

Au niveau des espèces dominantes un résultat identique à celui obtenu pour les densités apparaît, à savoir : dominance des Chaetopteridae dans la biomasse des frangeants (32.7 à 46.1%, et 2.7 % en 51) et dominance de *Dasybranchus* sp.1 dans les stations de types 2 et 3 des zones 1, zone 2 et zone 3 (72.3 % de la biomasse au Port [station 20]). Le Tableau 27 indique que quatre familles de polychètes représentent près de 80 % de la biomasse de l'écosystème : parmi elles, les Capitellidae sont largement dominantes, cependant leur répartition au sein des stations est hétérogène.

TABLEAU 27 —. Part des familles de polychètes dans la biomasse globale de cette classe.

<i>Famille</i>	<i>Biomasse (moyenne annuelle, toutes stations confondues) — en %</i>
Capitellidae	41.1 ± 7.4
Chaetopteridae	18.4 ± 6.7
Glyceridae	11.2 ± 2.3
Amphinomidae	8.7 ± 3.1
Autres	chaque famille < 2
dont Cirratulidae	1.9 ± 1.2
et Spionidae	0.4 ± 0.1

● Mollusques

Les mollusques dominent en termes de biomasse dans les zones 4 et 5 et la station 12, sauf dans leur partie frangeante (41 et 51), pour au moins 78 % de la biomasse de la station. Une dominance moins tranchée est aussi observée dans les stations de platier interne (type 4) des autres zones ou dans les stations 32 et 33.

Parmi ces mollusques, les gastéropodes dominent de manière quasi exclusive (exceptions : 42, 53). Les Conidae et Cerithiidae assurent les plus fortes biomasses de la grande macrofaune au sein de la plupart des stations autres que les chenaux. Les individus du genre *Terebra* (Terebridae) sont bien représentés dans les stations de platier interne — 6 à 20 % de la biomasse de la station — et plus significativement au niveau des zones 4 et 5 avec 20.3 et 13.3 % respectivement. En revanche, ils sont absents des stations de type 1 (frangeant) de la zone 3 mais aussi du Port (20).

En ce qui concerne les bivalves, les Tellinidae (essentiellement *Tellina oahuana*, *T. crebrimaculata* et *T. rhomboides*) dominent nettement dans les zones 4 et 5 (sauf 51). Elles représentent aussi 14.3 % de la biomasse de la station 34. Les stations 52 et 53 sont fortement occupées par les Veneridae *Venus toreuma* (environ 16 % de la biomasse) : cette espèce est aussi récoltée dans la station 12, à raison de 11.1 % de la biomasse. Autre caractéristique de la station 53, le taux élevé de *Chlamys elegantissima* (?) — 15.7 % — et *Corbula tahitensis* (?) [la station 33 seule autre station peuplée par cette espèce présente 0.5 % de *C. elegantissima* (?)].

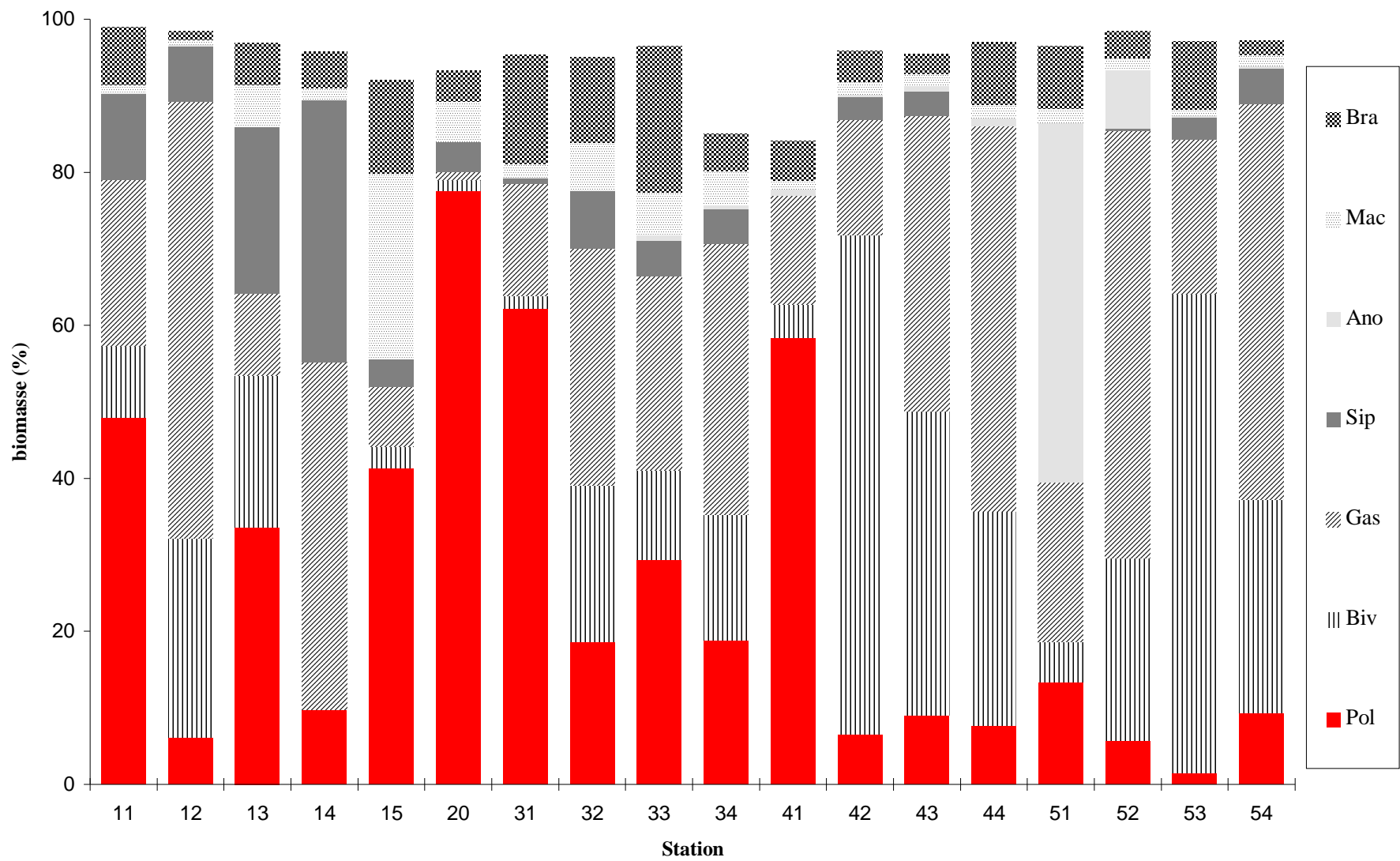


FIGURE 42 —. Biomasses relatives des groupes taxonomiques de la grande macrofaune. Moyenne par station, sur quatre trimestres.

- *Autres taxons*

Les sipunculiens sont essentiellement remarquables dans la zone 1 (Arue) à l'exception de la station 12. Ailleurs, leur part dans la biomasse de la station est très faible (< 5 %). Les décapodes brachyours et macrours représentent plus de 36 % de la biomasse des stations 15 et 33 : ce sont toujours les *Callinassa* spp. et *Alpheus* spp. qui dominent chez les décapodes. Les anomours sont significativement représentés (plus de 1 % de la biomasse) aux stations 52 et surtout 51 (47 % de la biomasse). Le reste des taxons ne joue qu'un rôle très limité sur le plan de la biomasse de chaque station.

4.3.5. Production

Les estimations de production secondaire sont visibles dans l'histogramme de la Figure 43 en ce qui concerne la grande macrofaune. Celles de la petite macrofaune sont fournies dans le tableau suivant (Tableau 28) ainsi que les valeurs de comparaison métabolisme-biomasse (P/B) :

TABLEAU 28 —. Valeur de production (P) et production /biomasse (P/B) de la petite macrofaune, dans chaque station selon les deux méthodes (Edgar, 1990 et Riddle et al., 1990, voir chapitre matériel et méthodes). Unité de p = Kcal/m²/an.

Station	Production P (méthode Edgar 1990)	Production P (méthode Riddle 1990)	ratio P/B (méthode Edgar 1990)	ratio P/B (méthode Riddle 1990)
11	1.5	3.7	17.9	59.4
12	3.2	9.8	17.1	53.3
13	2.5	7.0	18.2	61.8
14	2.0	6.5	18.9	64.0
15	3.0	8.0	14.7	49.6
20	0.2	0.6	14.6	45.0
31	6.8	17.5	17.8	58.3
32	1.3	3.4	16.9	52.6
33	2.1	6.2	18.8	64.1
34	1.5	5.0	19.5	69.1
41	0.4	1.5	16.0	57.5
42	1.5	4.9	20.2	73.3
43	1.4	4.6	21.2	80.1
44	1.2	4.3	21.0	79.3
51	0.2	0.6	11.6	40.5
52	0.4	1.4	19.1	73.3
53	1.3	3.6	17.5	56.4
54	2.1	7.6	19.6	69.2

Pour la petite macrofaune, les deux méthodes fournissent des résultats très différents puisque l'écart moyen de la mesure sur une même station est de 204 %. Les erreurs sont donc très marquées sur les mesures de production des petits individus. Les deux méthodes étant basées sur des formules générales, il n'est pas possible d'interpréter l'écart observé entre les deux méthodes sans une vérification par mesure directe de la production. Il est notamment impossible de connaître le biais propre à chacune.

Pour la grande macrofaune cet écart entre les deux méthodes est réduit à 10%, ce qui est d'une grande précision compte tenu de la démarche théorique qui est à la base des résultats. La méthode suivant Riddle *et al.* (1990), produit des valeurs plus fortes ; c'est celle-ci qui est utilisée

dans la suite des commentaires, afin de pouvoir comparer précisément les résultats de ce travail avec ceux, semblables, de Riddle *et al.* (1990).

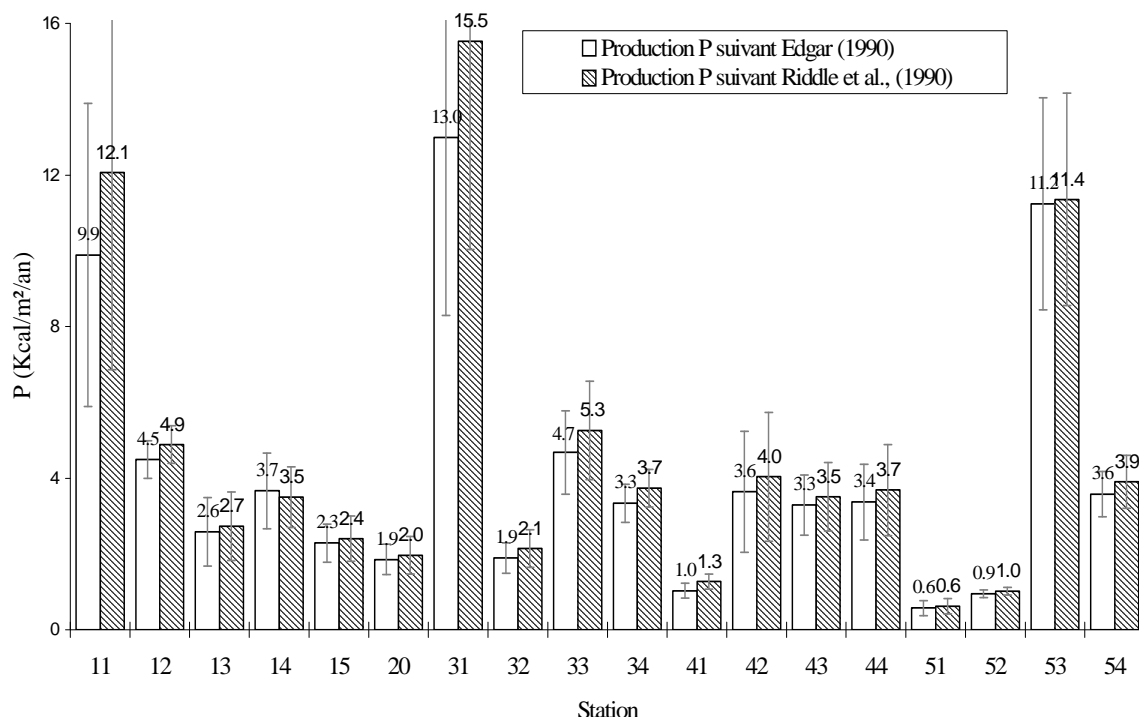


FIGURE 43 —. Comparaison de la production secondaire de la grande macrofaune calculée selon deux méthodes théoriques : celle d'Edgar (1990) et celle de Riddle et al., (1990). Les bâtons et les nombres associés indiquent les valeurs moyennes pour chaque station. Les barres verticales représentent l'erreur standard.

L'histogramme révèle que les stations 11, 31 (frangeants Arue et Outumaoro) et 53 (chenal Mahaena) ont les plus fortes valeurs de production : jusqu'à 15.5 Kcal/m²/an en 31 (pour la petite macrofaune cette station reste la plus productive). En revanche, les frangeants des zones de Paea et Mahaena (41 et 51) ont les valeurs les plus faibles (≤ 1 Kcal/m²/an). Un test de Kruskal-Wallis suivi d'un test Newman et Keuls démontrent que les trois premières stations citées diffèrent significativement.

La station 53, avec son champ d'*Halophila decipiens*, est deux fois plus productive que la station 33 qui possède également un champ de macrophytes. Cette dernière ayant tout de même la plus forte production dans le groupe des stations non différenciées. La station du Port (20), avec une production de 2.0 Kcal/m²/an, est à peine plus active que les récifs frangeants (type 1).

Le turn-over (B/P) donnant une estimation de la durée de renouvellement de la biomasse indique des délais variant de 51 jours (station 51) à 29 jours (station 33) pour la grande macrofaune et 5 jours (6 stations) à 9 jours (station 51) pour la petite. Les moyennes respectives pour l'écosystème sont de 38 et 6 jours. Pour la petite macrofaune, ce sont les stations du platier interne (type 4) et de la zone 4 (Paea) qui ont les turn-over les plus rapides (5 jours), alors que pour la grande macrofaune ce sont plutôt les stations de la zone 3 (Outumaoro) et du frangeant de la zone 1 (Arue).

4.3.6. Régimes trophiques

Les régimes trophiques ont été déterminés avec l'aide de la publication de Fauchald et Jumars (1979) pour les polychètes et le concours de J. Clavier pour les taxons restants. Le régime est affiché devant chaque taxon dans le tableau de l'Annexe 5.

Cinq types sont définis :

- ⇒ carnivore (CAR), dénomination qui englobe les carnivores stricts, omnivores et nécrophages (« scavengers » de la littérature anglo-saxonne), comme la famille des Terebridae ou de nombreux autres gastéropodes, polychètes (Amphinomidae, Glyceridae, ...), *etc.* ;
- ⇒ herbivore (HER), cas de certains brachyours Majidae notamment, de gastéropodes (Actaeonidae, Turbinidae, ...) ;
- ⇒ suspensivore parfois noté FIL (pour filtreur), tels les Chaetopteridae ou certains bivalves (Pinnidae, Veneridae, ...) ;
- ⇒ dépositivore non sélectif (NSDF), cas des holothuries ou de polychètes Capitellidae ou Opheliidae par exemple ;
- ⇒ dépositivore sélectif (SDF), comme les Tellinidae, divers polychètes (Cirratulidae, Magelonidae, ...).

Les résultats concernent uniquement la grande macrofaune. Les individus non reconnus sont mis dans le groupe des indéterminés (INDET).

4.3.6.1. Approche globale

Lorsque les peuplements sont étudiés dans leur globalité (Figure 44), il apparaît que les herbivores constituent un groupe très minoritaire, avec moins de 5 % de la biomasse dans chaque station (sauf 41 : 14.4 %), même dans les stations recouvertes de champs de macrophytes (33 et 53).

Les carnivores représentent généralement plus du cinquième de la biomasse et jusqu'à 72.4 % en 51 (Mahaena frangeant). Les distributions parmi les types de stations diffèrent cependant en fonction de chaque zone : les zones 3 et 4 (Outumaoro et Paea) montrent plutôt un gradient de carnivores croissant du frangeant vers le platier interne ; la zone 5 (Mahaena) relève d'un gradient inverse, avec cependant une forte chute du taux de carnivores au niveau de la station d'herbier (53, chenel). La zone 1 (Arue) révèle un pic de carnivores au niveau des stations de transition, que l'on considère la station 12 ou la station 15. Entre ces deux stations, la différence réside dans le fait qu'en 15 le taux de dépositivores non sélectifs est supérieur alors que les suspensivores ne sont presque pas représentés.

Les suspensivores ont, en revanche, une distribution plus homogène entre les zones : le pic de biomasse pour ce groupe se situe sur les stations de frangeant — avec 45 - 55 % de la biomasse totale — et les proportions chutent dès la station de transition, pour rester inférieures à 10 % jusqu'au platier interne. Le Port a un taux de suspensivores négligeable, soit 0.7 % (4.43 mg/m²). Seule la zone 5 (Mahaena) exhibe une situation caractéristique sur le plan de la distribution des suspensivores : quasiment absents (2.7 %) de la station frangeant (51), ils explosent dans le chenel, y assurant près du tiers de la biomasse.

Les dépositivores sont dominants dans les stations de chenaux (type 3) : le maximum est de 80.2 % de la biomasse dans le Port (20). Excepté cette dernière station, ce sont les dépositivores

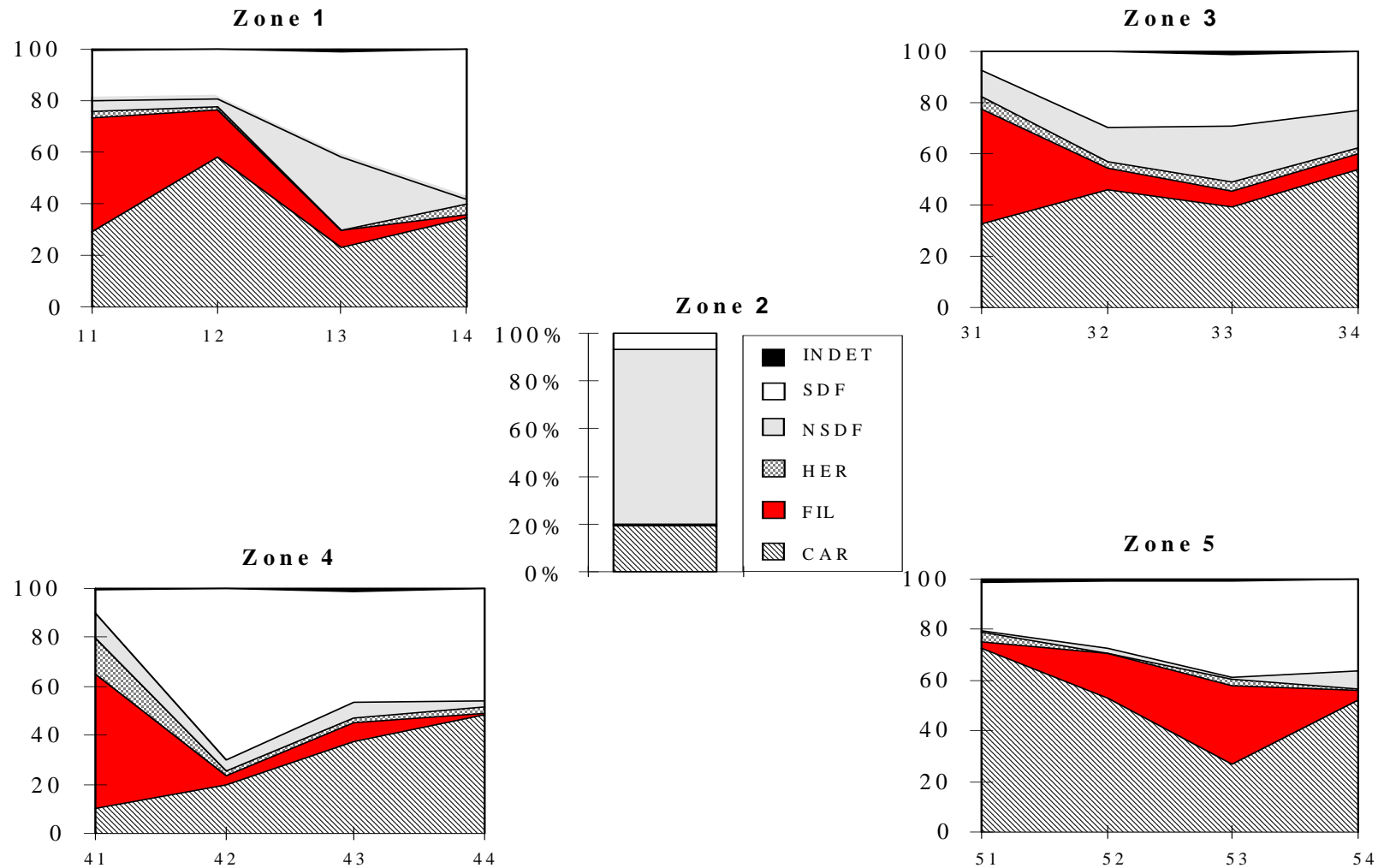


FIGURE 44 —. Gradient des différents groupes trophiques (biomasses) au sein des cinq zones. Légende : INDET = indéterminés ; SDF = dépositores sélectifs ; NSDF = dépositores non sélectifs ; HER = herbivores ; FIL = suspensivores ; CAR = carnivores.

sélectifs qui dominent parmi les dépositores. Les dépositores non sélectifs sont très peu représentés, à l'exception des stations 13 et 33 où il dépassent 20 % de la biomasse. Les dépositores sont aussi abondants dans les stations de platier interne (type 4). Il est à noter que pour la zone 4 (Paea), c'est la station de transition (42) qui détient des caractéristiques de type chenal avec un pic de dépositores majoritairement sélectifs.

4.3.6.2.Approche par groupe taxonomique

- ***Polychètes***

L'approche adoptée ici porte sur les annélides polychètes uniquement : les pourcentages exprimés font référence à la biomasse de polychètes exclusivement. Les polychètes sont des organismes carnivores, suspensivores ou dépositores. La page suivante (Figure 45) montre les représentations graphiques des gradients trophiques frangeant - platier interne du récif barrière pour chaque zone. Une distribution régulière des groupes est observée dans les cinq zones.

Les carnivores sont minoritaires dans les parties frangeantes (type 1) et en stations de platier interne (type 4). Le gradient croissant frangeant-platier interne est marqué par une discontinuité au niveau des chenaux (type 3) où une stabilisation — voire une diminution (31) — du taux est observée. La zone 5 (Mahaena) est la seule à montrer une tendance décalée : le gradient y révèle de très forts taux de carnivores dès la station frangeante (36.4 % de la biomasse de polychètes) et se poursuit croissant jusqu'au chenal, qui a le taux le plus fort (57.2 %) ; une chute brutale vers une faible valeur (13.7 %) apparaît au niveau de la station de platier interne.

Les organismes suspensivores sont dominants (65 à 85 % de la biomasse totale) dans la partie frangeante (sauf 51 : 20 %) — représentés par la famille des Chaetopteridae — puis chutent jusqu'à des taux généralement inférieurs à 9 % dans les autres types de stations. Une minorité de suspensivores est constamment présente tout au long des radiales frangeant-platier interne. Cependant, la station 42 (Paea transition) se distingue par un taux de polychètes suspensivores particulièrement élevé pour ce type de station (28.0 %).

Cette dominance des suspensivores dans les aires de frangeant laisse place à une augmentation à la fois du taux de dépositores non sélectifs et aussi du taux de carnivores, dès la station de transition (type 2), le taux maximal de dépositores étant atteint au niveau du chenal (type 3). La station du port (20) correspond bien au cas de figure « chenal », avec 94.8 % de NSDF (3.9 % de CAR). Cette valeur est liée à l'espèce *Dasybranchus* sp.1. Les dépositores sélectifs sont peu représentés, sauf en 51 où ils constituent près du tiers du peuplement de la station en termes de biomasse. Ils sont quasiment absents de la station du Port (20) avec 0.4 % de la biomasse.

- ***Autres taxons***

Les groupes jouant un rôle important dans la distribution des groupes trophiques sont les gastéropodes et bivalves. Les bivalves sont généralement suspensivores ou dépositores sélectifs. Les bivalves suspensivores sont responsables du pic de ce groupe trophique à la station 53 (chenal Mahaena), comme l'indique la Figure 44. Les Tellinidae, dépositores sélectifs, sont bien représentés dans la zone de Paea (zone 4) et dans le platier interne de la zone d'Outumaoro (34). Chez les gastéropodes, les carnivores dominent, ce qui explique les forts taux de ce régime relevés dans la plupart des stations.

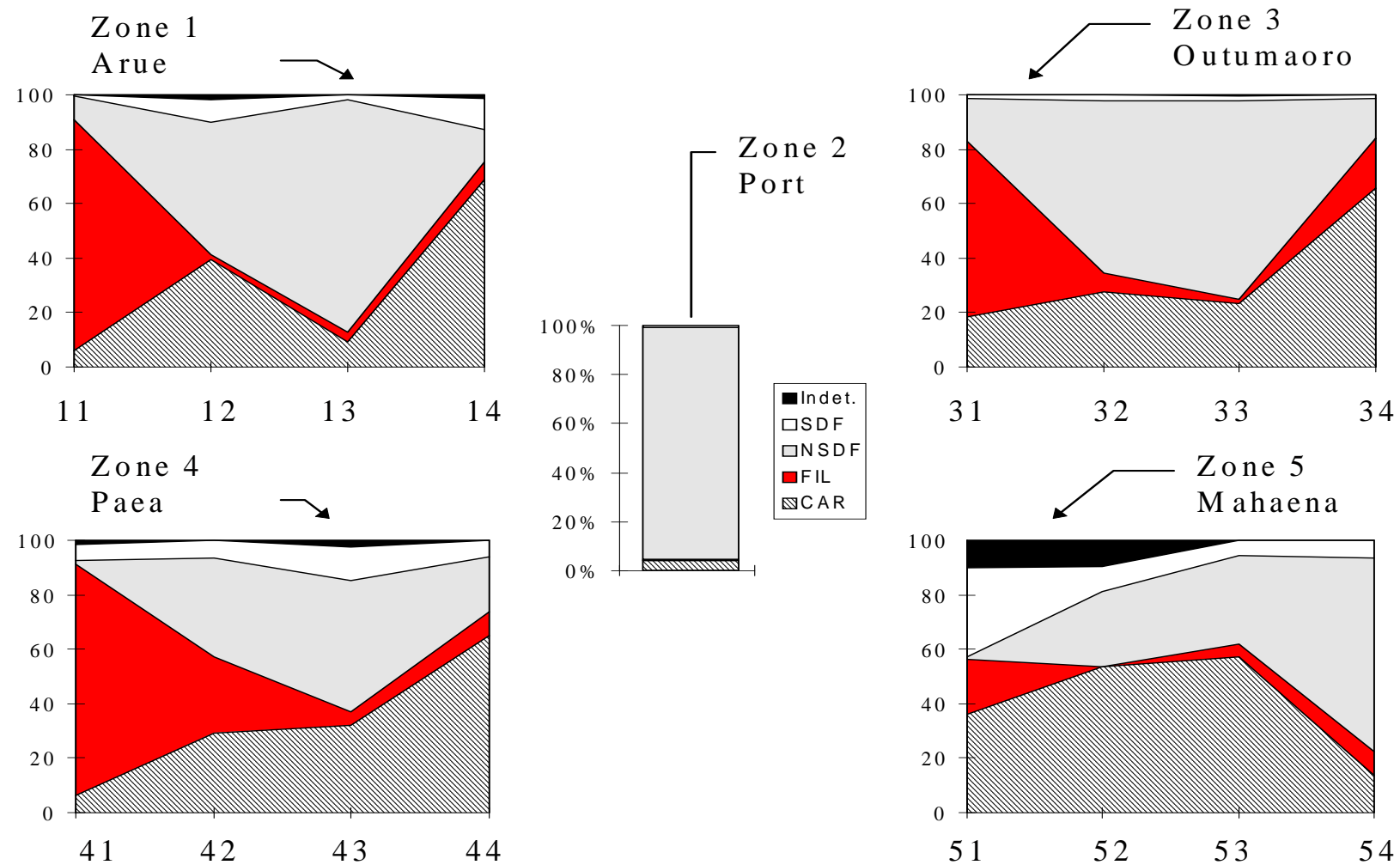


FIGURE 45 — Proportion des différents groupes trophiques chez les polychètes, au sein des cinq zones étudiées. Légende : INDET = indéterminés ; SDF = déposivores sélectifs ; NSDF = déposivores non sélectifs ; HER = herbivores ; FIL = suspensivores ; CAR = carnivores.

4.3.7. Synthèse sur les variables relatives à la faune

4.3.7.1. Résumé des résultats acquis à propos des variables relatives à la faune

Au vu des résultats sur la faune, il est plus difficile d'établir un gradient synthétisant les caractéristiques biologiques de chaque zone, les variables relatives à la faune (richesse, densité, biomasse et groupe trophique) étant plus diversifiées que les variables environnementales.

Il est possible de distinguer trois groupes de zones ayant de fortes affinités : la zone du Port (20) isolée, le couple zone d'Arue et zone d'Outumaoro (1 et 3), et enfin l'ensemble formé des zones de Paea et Mahaena. Au sein de ces ensembles des stations s'individualisent. La station 12 (transition Arue) a des caractéristiques la rapprochant des stations des zones de Paea et Mahaena (4 et 5). Les stations 33 et 53 sont similaires en termes de biomasse. Les stations 15, 13 (Arue transition et chenal) équivalentes ont des caractéristiques rappelant la station du Port. La zone de Paea est homogène (station 41, frangeant, exclue).

Au niveau des radiales frangeant-platier interne, la distribution des taxons en termes de biomasse, au même titre que la distribution des régimes trophiques, permettent de caractériser les quatre types définis. Les suspensivores sont caractéristiques des récifs frangeants et sont essentiellement représentés par les polychètes Chaetopteridae. Le chenal de Mahaena (53), avec plusieurs espèces de bivalves suspensivores, est un cas particulier. Les dépositivores sont récoltés dans les chenaux pour l'essentiel : il s'agit de polychètes du genre *Dasybranchus* dans les zones 1 à 3. Les dépositivores sélectifs sont peu représentés de manière globale : en revanche, si le seul groupe de polychètes est considéré, le mode dépositivore sélectif est important dans tous les types de stations excepté en frangeant. Les herbivores sont un groupe trophique minime. Les carnivores sont ubiquistes mais, dans le cas des polychètes, croissent selon une direction frangeant-platier interne avec une discontinuité au niveau du chenal, sauf en 53 où ils sont abondants.

4.3.7.2. Comparaison des valeurs d'abondance et biomasse avec celles de la littérature

Comme indiqué au § 4.3.2.3. (page 112 ; synthèse biodiversité), les différences dans les méthodes d'échantillonnage nécessitent de considérer les comparaisons avec la littérature avec précaution : les différences résident dans les tailles définissant la macrofaune et dans l'effort d'échantillonnage exercé.

Dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie, la biomasse animale benthique varie de 7.9 à 14.8 g/m², selon le type de fond (Chardy et Clavier, 1988a). La valeur la plus faible étant mesurée sur les fonds de sable blanc carbonaté : après revue bibliographique les auteurs classent cette valeur parmi les plus faibles enregistrées dans les systèmes tropicaux ou dans les systèmes ouverts des hautes et moyennes latitudes. Riddle *et al.* (1990), pour la même grande macrofaune, trouvent pour le lagon de Davies Reef l'équivalent d'une valeur moyenne de 5.4 g/m². Villiers *et al.* (1987) relèvent des biomasses de 0.4 à 2.0 g/m². Les valeurs présentées par Alongi (1990) et concernant toute la zone intertropicale varient pour la plupart entre 2 et 5 g/m² (conversion de poids humides basée sur le facteur de Mills et Fournier (1979) : 1 g poids humide = 0.6 Kcal, les autres facteurs utilisés sont détaillés au chapitre des matériels et méthodes). D'autres résultats, exprimés en termes de densité et extraits de la revue d'Alongi (1989) varient de 307 à 16 750 ind./m² (moyennes par étude) avec une forte représentation des valeurs situées entre 1 000 et 2 000 ind./m². Parmi ces valeurs, la densité moyenne d'un atoll fermé des Tuamotu est de 1 138 ind./m² (Renaud-Mornant *et al.*, in Alongi, 1989).

A Moorea, la radiale de Tiahura compte de 2 242 à 4 866 ind./m² sur le récif frangeant, 1 335 ind./m² dans le chenal et 496 à 1 824 ind./m² sur le platier interne. En revanche, dans les mangroves ces densités chutent pour ne jamais dépasser les 242 ind./m². De même, Long et Poiner (1994) indiquent un équivalent de 203 ind./m² (médiane) dans le golfe de Carpentaria (nord de l'Australie).

Avec une biomasse moyenne de 1.54 ± 0.29 g/m² (1.79 ± 3.33 g/m² à partir de 0.5 mm) et une densité moyenne de 222 ± 57 ind./m² pour la grande macrofaune ($9\,228 \pm 1\,531$ ind./m² à partir de 0.5 mm), l'écosystème benthique de Tahiti est donc faiblement peuplé parmi les systèmes intertropicaux mais les résultats correspondent à la gamme des valeurs déjà relevées en Polynésie. Les valeurs sont beaucoup plus faibles que celles recensées dans tous les types de lagons situés à l'ouest du Pacifique (Nouvelle-Calédonie et Australie) et à peine supérieures à celle du lagon de l'atoll de Moruroa. Les valeurs minimales relevées dans le Port ou certaines stations de frangeant sont parmi les plus faibles de la littérature tropicale. Ces résultats à propos de la macrofaune benthique confortent l'hypothèse d'un gradient biogéographique ouest pacifique-est pacifique déjà démontré pour d'autres groupes biologiques (Salvat *et al.*, 1993).

5. SYNTHÈSE GÉNÉRALE

5.1. ÉVOLUTION DE LA STRUCTURE DES COMMUNAUTÉS MACROBENTHIQUES FACE AUX PERTURBATIONS ANTHROPIQUES

5.1.1. Intégration des facteurs biotiques et environnementaux pour une caractérisation des stations

Les résultats de l'analyse des variables environnementales, desquels est issu le modèle de fonctionnement de l'écosystème basé sur le rôle des apports terrigènes, sont confrontés à ceux de l'analyse biotique au moyen de la méthode d'ordination par ACP. L'analyse en composantes principales porte sur la distribution de la biomasse dans les taxons et groupes trophiques pour les différentes stations : les biomasses sont celles des six principaux taxons (> 90 % de la biomasse de l'écosystème) Pol, Gas, Biv, Sip, Bra, Mac et des cinq groupes trophiques Car, Her, Fil, Sdf, Nsdf⁵. Pour identifier les gradients environnementaux, les composants (et leurs poids) définis lors de l'analyse environnementale initiale (Figure 25) sont reportés sur cette analyse (Figure 46) et le sens des gradients est représenté par les flèches claires issues de l'origine. Le poids des composantes relatives à la macrofaune calculé dans cette analyse est représenté de la même façon en axes foncés et caractères soulignés. Le choix des groupes est orienté par un groupement agglomératif préalable réalisé sur les mêmes variables relatives à la faune⁵ : le dendrogramme est présenté à la Figure 47, la distance étant fixée à 19. L'utilisation conjointe de groupements et ordination en espace réduit est justifiée dans les ouvrages de Legendre et Legendre (1984) et Frontier (1983).

Ainsi, quatre groupes et trois singletons peuvent être identifiés sous l'action des variables relatives à la faune (Figure 46) :

- ⇒ Un premier groupe inclut les stations de la zone de Paea (zone 4), à l'exception de son frangeant (41), ainsi que les stations 12, 52 et 54. Le dendrogramme (Figure 47) permet de constater que la station 14 se distingue de ce groupe I, bien qu'elle en soit très proche. La plupart de ces stations ont été définies comme ayant des conditions environnementales de type lagon d'atoll et non enrichies en matière particulaire. L'ensemble de ces sept stations est aussi caractérisé par des peuplements variés sur le plan trophique, avec cependant une dominance de carnivores, et dominés par les mollusques. Cet ensemble serait constitué des stations peu perturbées, selon le gradient de perturbation défini dans l'étude des variables environnementales.
- ⇒ Un second singleton (station 53) traduit des teneurs particulières supérieures et une meilleure distribution des taxons, avec une présence accrue des suspensivores et des déposivores sélectifs. L'analyse par groupement permet de déceler une affinité entre la station 53 et la station 42 (représentée par l'enveloppe en pointillés) ; par conséquent, la station 53 possède certaines caractéristiques du groupe I.
- ⇒ Le groupe II rassemble les stations de frangeant de Paea et Mahaena (41 et 51) ainsi que les stations 13, 32, et 34. Pour ces stations la part des polychètes augmente et les régimes trophiques ne sont plus dominés par les carnivores. Les conditions d'enrichissement particulaire sont variables. Alors

⁵ Pol = polychètes; Gas = gastéropodes; Biv = bivalves; Sip = sipunculien; Bra = brachyours; Mac = macroures ; Car = carnivores; Her = herbivores; Fil = suspensivores; Sdf = déposivores sélectifs; Nsdf = déposivores non sélectifs.

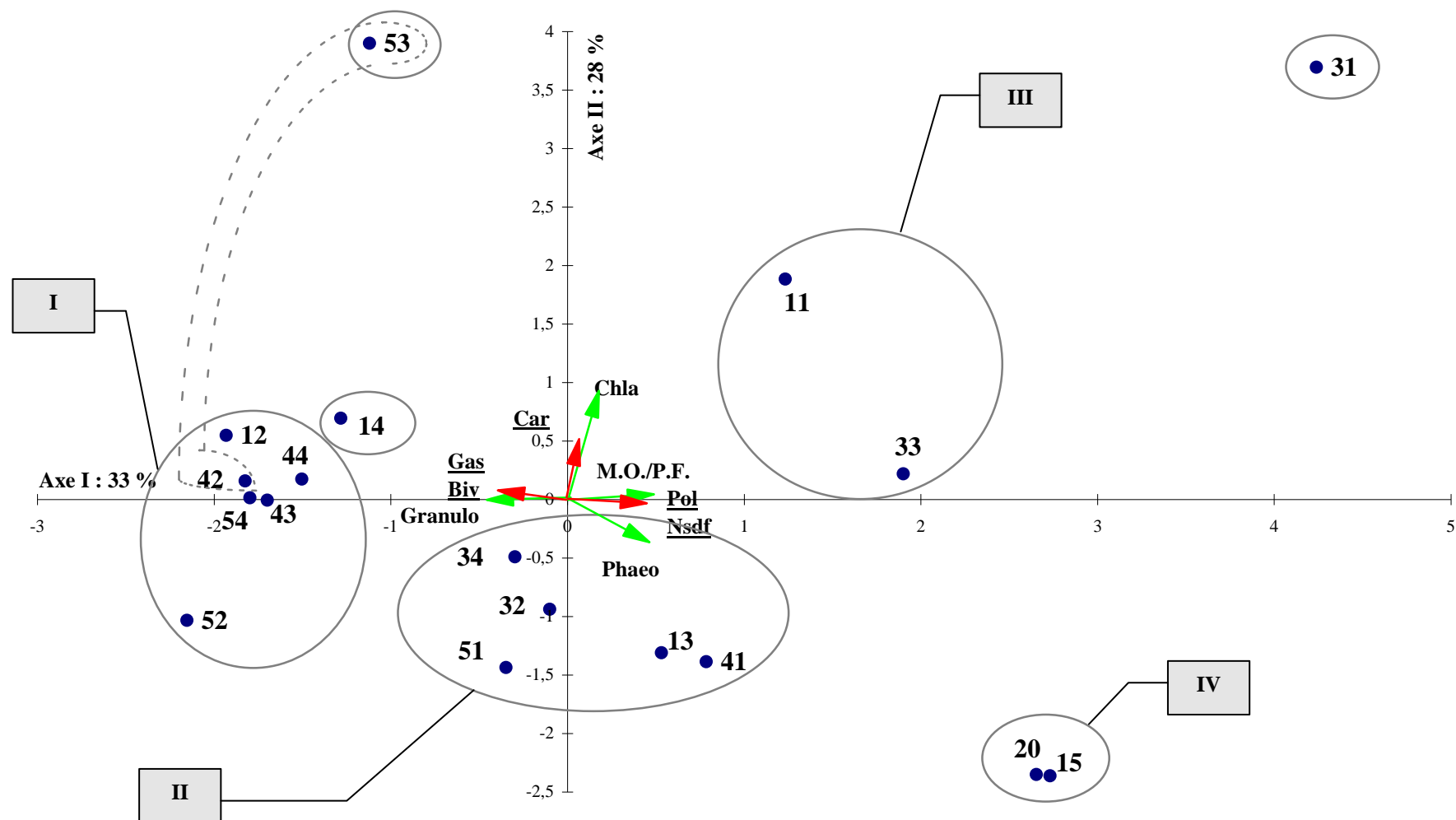


FIGURE 46 —. Représentation de l'ACP synthétisant l'influence des variables environnementales seules (axes fléchés clairs et caractères normaux ; résultats de l'ACP, Figure 25) et des variables relatives à la faune (axes fléchés foncés et caractères soulignés). Les axes fléchés partant de l'origine traduisent le poids des composantes. Les cercles numérotés (chiffres romains) définissent les groupes de stations homogènes décelés par le dendrogramme de la Figure 47. L'encadrement en trait pointillé traduit un lien possible entre deux stations.

que l'étude des variables environnementales a groupé l'ensemble des stations de platier interne (type 4) et de la zone de Paea, les informations apportées par les variables relatives à la faune permettent de constater que l'organisation écologique des communautés n'est pas limitée à ce schéma. En effet, même si cet ensemble de stations présente aussi des caractéristiques proches dans cette analyse (Figure 46), des nuances apparaissent : ainsi, les stations de platier interne des zones d'Arue et Outumaoro (14 et 34), zones médianes du gradient de perturbation, se détachent sensiblement de cet ensemble non perturbé.

- ⇒ Le groupe III est constitué des stations 11 et 33 qui, avec des caractéristiques d'enrichissement en particules fines, sont dominées par les polychètes : les groupes trophiques sont toujours variés.
- ⇒ La station 31 constitue un cas isolé, avec des caractéristiques sédimentaires analogues ; elle offre aussi une forte diversité. Elle est cependant très largement dominée par les polychètes.
- ⇒ Enfin le couple 15, 20 constitue le dernier groupe (IV) de l'analyse, avec une faible diversité (dominance de polychètes *Dasybranchus* sp.1) et un état perturbé par des apports particuliers importants. Ces deux stations ont de très fortes affinités sur le plan écologique. La confrontation des deux analyses en composantes principales (Figure 25 et Figure 46) et des résultats du groupement agglomératif démontrent que les caractéristiques écologiques (ici taxotrophiques et environnementales) des stations sont liées au facteur de perturbation défini précédemment : les apports particuliers organiques et inorganiques conditionnent la structure et le fonctionnement des peuplements benthiques dans l'écosystème tahitien. Ce résultat est visible sur la Figure 46 puisque les groupes y apparaissent clairement définis en fonction de leur relation à l'axe I, qui correspond au gradient particulaire (granulométrique et organique). Cerner l'état de l'écosystème n'est donc possible qu'en usant conjointement des informations apportées à la fois par des variables environnementales et relatives à la faune.

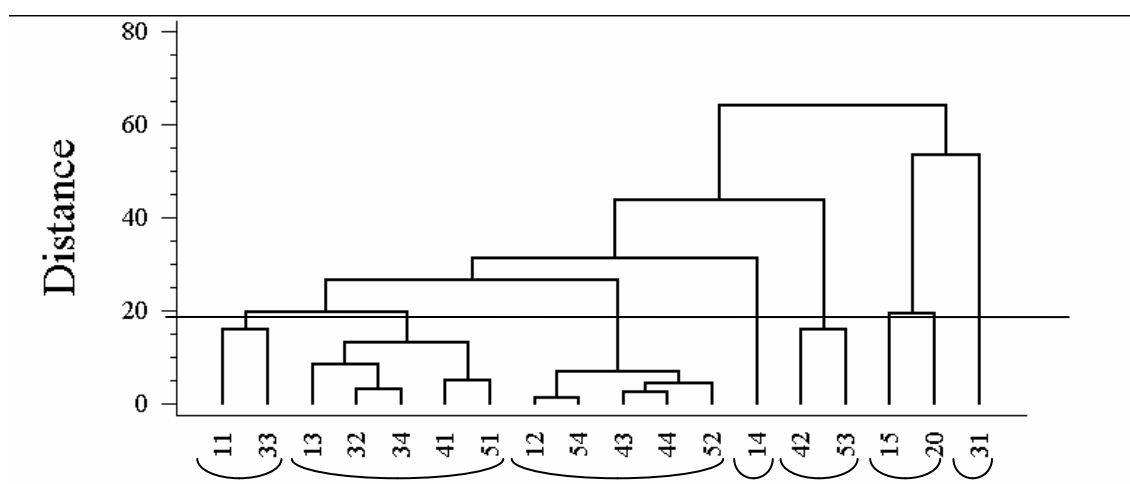


FIGURE 47 — Dendrogramme des groupes de stations définis sur la base des facteurs relatifs à la faune (biomasses moyennes des six principaux taxons [Pol, Gas, Biv, Sip, Bra, Mac] et des cinq groupes trophiques [Car, Her, Fil, Nsdf, Sdf]). Groupement agglomératif à liens complets sur la matrice de la racine carrée

de la distance euclidienne. Données normalisées : $\frac{x - \bar{x}}{\sigma}$.

5.1.2. Succession spatio-temporelle des groupes trophiques

Compte tenu de l'hypothèse des apports anthropiques sous forme de flux terrigènes et de l'impact, démontré dans le paragraphe précédent, sur les caractéristiques taxotrophiques des communautés, une synthèse des données trophiques est réalisée et traduite sous forme schématique (Figure 48).

Des successions dans les groupes trophiques se réalisent selon le double gradient intra-zone (radiale frangeant-platier interne) et inter-zone (des zones géographiquement définies mais dont les stades différents traduisent aussi une évolution temporelle). Sur la figure, les bulles blanches et ovoïdes indiquent le régime trophique des polychètes et les taxons représentatifs, les rectangles aux coins arrondis représentent le groupe trophique dominant l'ensemble des taxons de la macrofaune benthique.

En milieu peu ou pas perturbé, les carnivores (CAR) dominent ou représentent une forte proportion des communautés benthiques. Dans les stations plus profondes et plus sujettes à un enrichissement particulière (transition et surtout chenaux), les dépositivores (SDF ou NSDF) peuvent dominer ou sont bien représentés. Sous l'action de flux terrigènes augmentant la charge particulière organique et inorganique de la colonne d'eau et des sédiments, ces communautés sont remplacées par d'autres plus adaptées à ces nouvelles conditions. C'est ainsi qu'en aire frangeante les groupes de suspensivores (FIL) s'établissent pour capter le flux riche en matières particulières nutritives. Nous avons vu la faible sédimentation qui caractérisait ces stations de frangeant : cette particularité, due à un flux violent et une aire frangeant généralement étroite, favorise les espèces suspensivores.

Au delà de la partie frangeante, à la transition frangeant-chenal, la sédimentation est plus importante et cet enrichissement favorise une diversité des peuplements : la complexité du système induit une dominance des groupes carnivores (au sens large, puisque la définition donnée précédemment y inclut les nécrophages et omnivores). En revanche, lorsque seules les polychètes sont considérées, les dépositivores non sélectives dominent, majoritairement représentées par des individus de la famille des Capitellidae (dont l'espèce *Dasybranchus* sp.1). La succession est réalisée dans le chenal : les Capitellidae dépositivores non sélectives dominent dans toutes les communautés ; *Dasybranchus* sp.1 domine très fortement. Enfin en platier interne, par l'action protectrice de la houle, les peuplements sont analogues à ceux des platiers internes de zones non perturbées : les carnivores dominent.

L'intensité du flux de sédimentation peut être mise en évidence par l'analyse de deux familles de polychètes qui occupent une place importante dans l'écosystème : ce sont les familles Chaetopteridae et Capitellidae. Le mode de nutrition suspensivore des premiers est orienté vers une utilisation de la charge particulière organique de la colonne d'eau alors que les seconds qui sont des dépositivores non sélectifs exploitent cette matière organique sédimentée. Les résultats présentés à la Figure 49 montrent que les biomasses des deux familles évoluent de façon opposée dans la plupart des stations. Il est possible de créer un indice adapté à la mesure de la représentativité relative de chacune des deux familles dans un système. Cet indice (I_s) est calculé à partir des biomasses totales de chaque famille : $I_s = \text{Chaetopteridae} / (\text{Chaetopteridae} + \text{Capitellidae})$.

Une valeur forte de l'indice indique une dominance des Chaetopteridae par rapport aux Capitellidae : dans ce cas le milieu offre une colonne d'eau soumise à un flux particulière intense, mais aussi, ne favorisant pas la sédimentation des particules. A l'opposé, une valeur faible de l'indice révèle une dominance des Capitellidae (les Chaetopteridae étant même, dans certains cas, absents), c'est-à-dire que le flux sédimentaire possède une faible composante horizontale et une

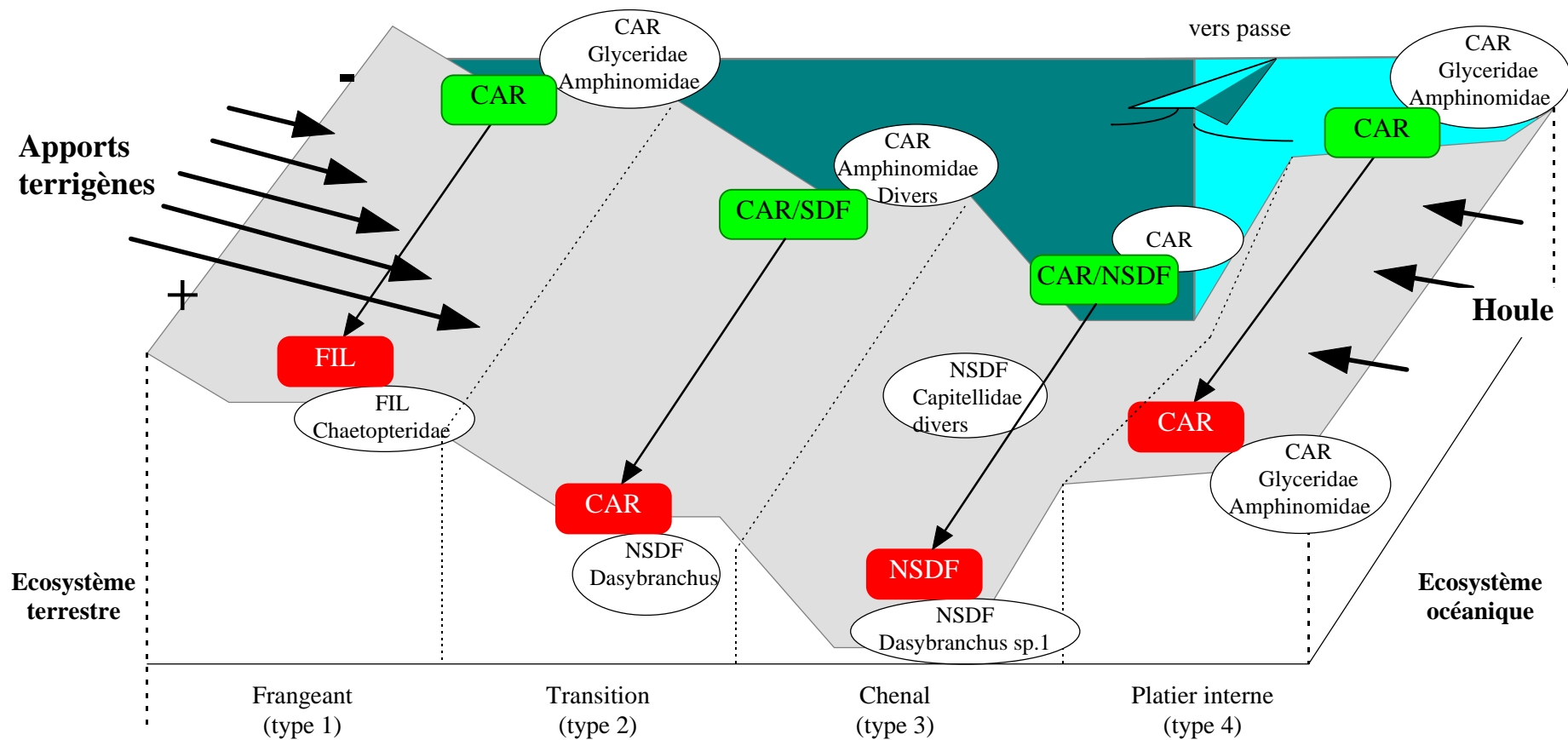


FIGURE 48 —. Evolution des régimes trophiques de la grande macrofaune en fonction de la configuration géomorphologique et de l'intensité des apports terrigènes. Voir l'explication détaillée dans le texte.

composante verticale (gravité) prédominante qui a pour effet de favoriser l'accumulation particulaire au niveau de la surface sédimentaire.

Les Capitellidae dépositivores sont avantagés et mieux représentés que les Chaetopteridae. La Figure 49 confirme le rôle des Chaetopteridae dans les récifs frangeants (type 1) et celui des Capitellidae, dont *Dasybranchus* sp.1 assure souvent l'essentiel de la biomasse, dans les chenaux.

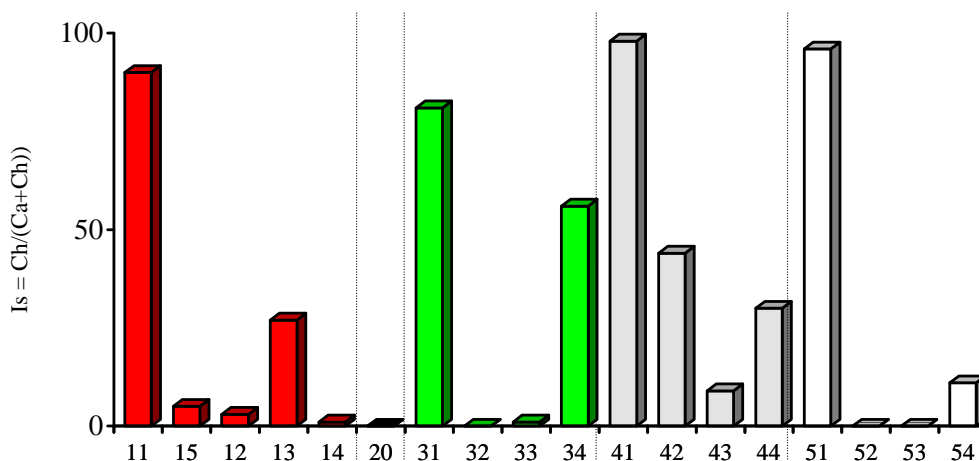


FIGURE 49 —. Indice biologique de sédimentation. Le ratio des biomasses Chaetopteridae/ (Chaetopteridae + Capitellidae) noté $Is = Ch/(Ca+Ch)$, en ordonnée, indique une forte charge sestonique associée à une faible déposition lorsque le taux est élevé, et une forte sédimentation lorsque le taux est faible. En abscisse : stations.

5.1.3. Définition finale du gradient des perturbations anthropiques et outils de perception

Nous avons démontré précédemment que les cinq zones définies correspondent à diverses intensités de perturbation, essentiellement anthropique. Un gradient de perturbation a été établi lors de l'analyse des variables environnementales ; les cinq zones y occupent une place spécifique (zone 2 → zone 1 → zone 3 → zone 5 → zone 4). Cette mosaïque spatiale correspond donc à divers stades consécutifs de l'écosystème. Cette succession est un processus d'accumulation d'information (Pearson et Rosenberg, 1978) : l'étude d'écosystèmes comparables mais présentant des stades d'évolution différents permet d'identifier le processus évolutif qui a affecté le système type. Les connaissances sont limitées à l'intervalle écologique défini par l'état des sous-systèmes positionnés à chaque extrémité de l'échelle d'évolution considérée. Dans cet écosystème benthique polynésien, chaque zone correspond à un degré de perturbation.

Les conditions environnementales et biologiques coïncident pour définir les bornes du gradient de perturbation : la perturbation maximale est notée dans la zone du Port, la perturbation la moins marquée concerne les stations de platier interne et des zones de Paea et Mahaena. La zone de Paea pourrait, par ses diverses caractéristiques être assimilée à un grand platier interne (outre les différents résultats exposés précédemment, elle est pratiquement la seule zone fermée exclusivement remplie de sédiments carbonatés, de la barrière récifale à l'aire supra-tidale) : elle constitue un type géomorphologique rare sur l'île de Tahiti. Elle est placée avant la zone de Mahaena sur une échelle de perturbations anthropiques décroissantes à cause de ses caractéristiques d'anthropisation (résidences) exposées au début du chapitre traitant des matériels et méthodes. Son cas est à considérer en tenant compte de sa spécificité géomorphologique. La zone de Mahaena est donc placée à l'extrême du gradient de perturbation anthropique. Il faut rappeler à ce stade de la discussion que cette zone de Mahaena n'est pas exempte de perturbations puisqu'elle est soumise,

comme nous l'avons vu, à un flux terrigène naturel non négligeable. Elle conserve cependant son rôle de référence en tant que milieu non anthropisé. En effet, dans cette étude le caractère anthropique des perturbations est privilégié et c'est selon celui-ci qu'est réalisé le positionnement des zones le long du gradient de perturbation. Il s'agit donc d'un gradient de perturbations anthropiques, appelé gradient d'enrichissement (particulaire). Sa définition, esquissée par l'étude des variables environnementales, est définitivement établie par l'étude des variables relatives à la faune mais aussi par l'étude des peuplements bactériens. Les zones sont ordonnées de la façon suivante le long du gradient d'enrichissement, de la plus perturbée à la moins perturbée :

zone 2 → zone 1 → zone 3 → (zone 4 →) zone 5.

Ce résultat est donc une intégration de l'ensemble des données écologiques et des connaissances socio-économiques (type et importance de l'habitat, activité industrielle, *etc.*). Cette analyse globale met en évidence la complexité de la notion de perturbation abordée dans la première partie de ce document : dans le cas de cet écosystème, sans qu'une étude à large spectre temporel ait été menée, il est possible de discerner les deux types de perturbations : naturelle et anthropique. La part de chacune n'est pas quantifiable par cette étude, cependant, dans le cas d'impacts marqués comme ils se présentent dans la zone du Port (anthropiques) et dans la zone de Mahaena (naturels), la distinction qualitative est réalisable. Les perturbations anthropiques se traduisent par des apports particuliers organiques et inorganiques plus intenses. Pourtant, le facteur organique seul ne suffit pas à définir un gradient de perturbation précis. L'information complémentaire apportée par le facteur granulométrique ne permet pas de positionner convenablement toutes les stations le long du gradient réel de perturbation.

D'autre part, le gradient ainsi défini est peu décelable dans les stations de platier interne : au mieux, il a été démontré que la station de la zone d'Arue (14) subit des apports particuliers plus marqués (résultats à propos des éléments solubles à l'HCl) qui semblent affecter sa diversité mais non sa production, et que la station 34 possède une structure taxotrophique différente des autres stations de platier interne (Figure 46). Si les stations du frangeant (type 1) sont apparues nécessaires à la compréhension du fonctionnement de l'écosystème, ce sont bien les stations de chenal (type 3) qui montrent le meilleur caractère intégrateur, notamment à cause de leur rôle de bassin de décantation (vu précédemment). C'est donc au niveau des chenaux que l'essentiel de l'information sur la qualité et l'intensité des perturbations peut être acquis.

De plus, les polychètes omniprésentes semblent incarner de bons indicateurs écologiques pour estimer les effets des perturbations sur les systèmes : l'exemple des remplacements des groupes trophiques (Figure 48) le démontre. La Figure 50 montre l'évolution des biomasses des trois principaux taxons benthiques de l'écosystème tahitien suivant un gradient de perturbations anthropiques. Comme l'indique aussi l'ACP sur les variables relatives à la faune (Figure 46), les polychètes et mollusques suivent des tendances opposées : les polychètes sont favorisées par l'enrichissement particulière fort d'origine anthropique. Les mollusques seraient plutôt inhibés. Parmi les polychètes, la famille des Capitellidae par sa variation d'abondance, de biomasse et de diversité liée au gradient de perturbation, constitue un groupe indicateur d'enrichissement. Cette constatation permet de choisir définitivement les polychètes, et plus particulièrement la famille des Capitellidae, comme éco-indicateurs de l'écosystème perturbé. Dans le cas des chenaux leur rôle est particulièrement révélateur (Figure 51).

Mieux que les variations pondérales des groupes taxonomiques, les variations pondérales des groupes trophiques apportent une information plus fonctionnelle. Le schéma de synthèse des successions des groupes trophiques (Figure 48) a montré que les groupes importants, pour renseigner sur l'état de perturbation des chenaux, sont les carnivores et les dépositivores, dont l'effet est encore plus marqué au niveau des chenaux. Les carnivores tendent à être dominés par les dépositivores lors des phases d'enrichissement du milieu.

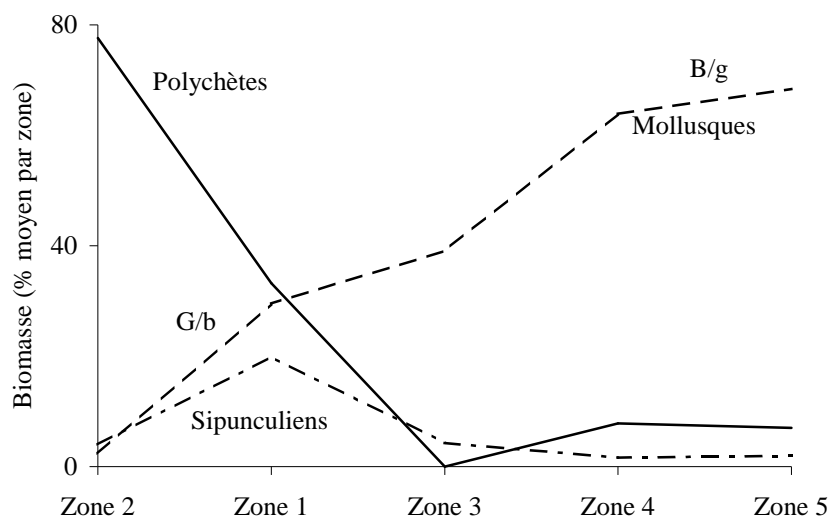


FIGURE 50 —. Evolution pondérale globale des trois principaux groupes benthiques le long du gradient de perturbation croissant de la droite vers la gauche. G/b = gastéropodes dominant parmi les mollusques ; B/g = bivalves dominant parmi les mollusques. Les stations 12, 41 et 51 ne sont pas prises en compte.

La Figure 51 est basée sur l'évolution d'un indice (DF/CAR) représentant le rapport des biomasses dépositivores/carnivores, pour les polychètes des chenaux.

De la zone de Mahaena (53) à celle du Port (20) l'indice croît, les stations étant ordonnées suivant le gradient d'enrichissement défini au début de cette section. Il est intéressant de noter qu'en utilisant cet indice, le chenal de Paea (43) apparaît plus perturbé que celui de Mahaena (53) puisque l'indice révèle une plus forte proportion de polychètes. Ce résultat a deux conséquences : d'une part, il apporte des informations écologiques plus fines que celles acquises jusqu'à présent et d'autre part, il permet de justifier écologiquement la quatrième position de la zone de Paea sur notre échelle des perturbations anthropiques décroissantes, qui n'était fondée jusqu'ici que sur des arguments d'occupation anthropique du littoral.

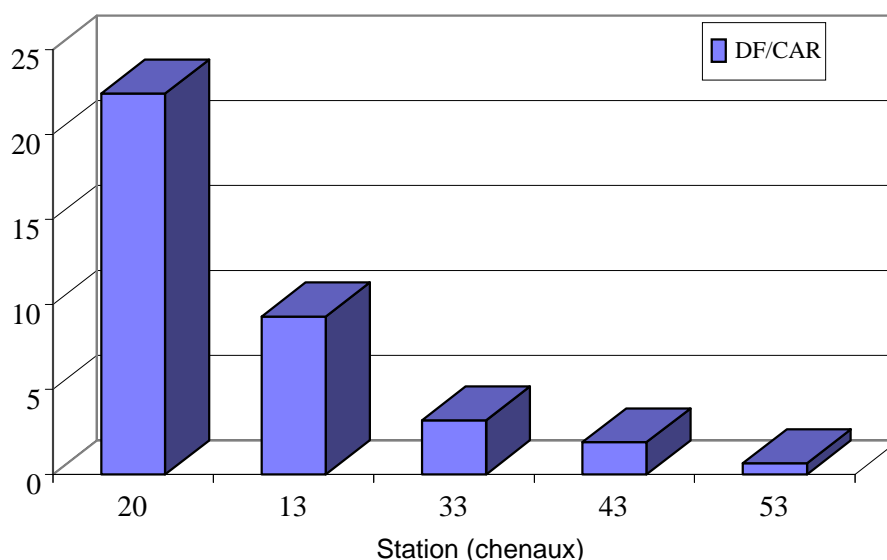


FIGURE 51 —. Evolution du régime trophique des polychètes en fonction du degré de perturbation du milieu (cas des chenaux). L'indice DF/CAR représente le rapport de la biomasse des dépositivores sur celle des carnivores.

5.2. OUTIL DE DIAGNOSTIC DES ÉCOSYSTÈMES LAGONAIRES

L'un des objectifs de l'étude est de définir un outil méthodologique pour diagnostiquer l'état de perturbation de l'écosystème lagunaire. Cette démarche vise à répondre aux besoins de gestion de l'environnement dans un contexte de développement économique. Le protocole expérimental d'une étude est conditionnée par les objectifs poursuivis. Aussi la synthèse exposée ci-dessous doit être interprétée en fonction des objectifs de chacun : les méthodes présentées doivent être adaptées à chaque contexte économique et écologique. Les résultats acquis comparés à ceux de cette étude permettent de positionner la zone étudiée sur le gradient qualitatif défini précédemment.

- ⇒ Les variables environnementales sont nécessaires au diagnostic : la granulométrie et la teneur en matière organique des sédiments restent deux facteurs essentiels.
- ⇒ Les variables relatives à la faune permettent de définir précisément l'état de perturbation du système : le groupe des polychètes de taille supérieure à 2 mm constitue un bon indicateur des conditions écologiques du milieu étudié. Dans l'écosystème tahitien la présence de certains taxons révèle des conditions d'enrichissement fort : c'est le cas des Chaetopteridae captant le flux particulaire sur les frangeants, et des Capitellidae (Figure 52) exploitant la charge organique des sédiments des chenaux perturbés, dont l'espèce *Dasybranchus* sp.1 est indicatrice de conditions d'enrichissement anthropique.

Ainsi, pour définir l'état d'autres sous-systèmes benthiques de l'île de Tahiti, il suffirait de prélever, suivant le protocole de cette étude, des sédiments sur la partie frangeante et dans le chenal de la zone définie. L'analyse en laboratoire porterait sur l'estimation des taux de particules fines ($< 63 \mu\text{m}$) et de matière organique, ainsi que sur l'estimation de la biomasse totale de la faune supérieure à 2 mm et le ratio dépositivores sur carnivores (en termes de biomasse) révélé précédemment ; ainsi que sur la biomasse des Chaetopteridae et des Capitellidae notamment celle de l'espèce *Dasybranchus* sp.1 et sur le ratio. Pour ces deux familles, les variables richesse et densité permettent de vérifier le rôle des flux particuliers dans l'écosystème et leur effets réels sur le compartiment benthique (Figure 49 et Figure 52). La seule présence des *Dasybranchus* sp.1 dans le chenal et une dominance de dépositivores, révèlent des effets anthropiques plus ou moins marqués. Une forte proportion de Chaetopteridae en frangeant (Figure 49) confirme l'origine terrigène de la perturbation.

La Figure 52 prend en compte la proportion des individus de la famille des Capitellidae dans la macrofaune ($> 2 \text{ mm}$). Il s'agit d'utiliser les variables classiques relatives à la faune (richesse, abondance et biomasse) caractérisant cette famille et rapportées à celles de la macrofaune totale. En l'absence de perturbations anthropiques, les Capitellidae ont des densités et biomasses faibles et la courbe des densités au-dessus de celle des biomasses traduit la présence d'individus de petite taille et peu nombreux. Soumis à des perturbations anthropiques croissantes, les densités relatives évoluent moins rapidement que les biomasses, traduisant de cette façon l'accroissement de la biomasse individuelle moyenne. Parallèlement, le nombre d'espèces de Capitellidae chute, pour former des groupes monospécifiques (*Dasybranchus* sp.1) dans les conditions extrêmes (Port) : le pic de richesse observé à la station 33 est vraisemblablement un artefact dû à la présence du champ de macrophytes. Cette représentation graphique basée sur quelques informations quantitatives et qualitatives sert de schéma de référence pour évaluer la position d'une nouvelle station le long de ce gradient de perturbation.

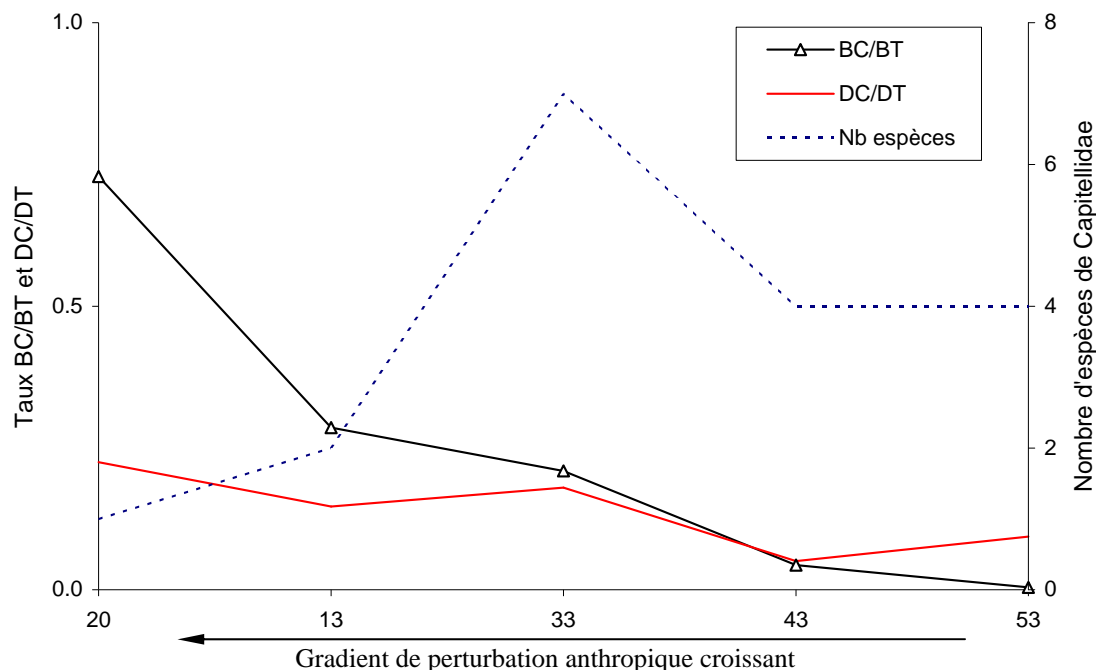


FIGURE 52 —. Conséquences de l'enrichissement particulaire sur les variables richesse, abondance et biomasse de la famille des Capitellidae (cas des chenaux). BC/BT = biomasse des Capitellidae/ biomasse totale de la macrofaune de la station ; DC/DT = densité des Capitellidae/ densité totale de la macrofaune de la station.

L'application à d'autres écosystèmes tropicaux est envisageable. En vue d'une telle démarche, il convient cependant de préciser les limites de l'outil.

Pour l'île de Tahiti, la présente étude constitue une référence (liste d'espèces et fonctionnement de l'écosystème) pour divers types d'études environnementales sur les lagons. En revanche, nous avons vu dans la partie consacrée à la biodiversité que la géographie conditionne la diversité. D'autre part, l'aspect géomorphologique de l'île est apparu comme un facteur clé du fonctionnement de l'écosystème. Dans ces conditions est-il possible d'appliquer les résultats obtenus dans ce travail à d'autres écosystèmes ? Sans validation expérimentale il faut se contenter d'hypothèses (cette validation pouvant être réalisée par l'analyse de nouveaux échantillons tirés des stations déjà étudiées, ou par l'étude de sites dont l'état de perturbation est connu *a priori* ; les résultats étant ensuite confrontés à ceux déjà acquis).

Pour les îles de l'archipel de la Société, géographiquement proches de Tahiti, il est probable que le nombre d'espèces communes à celles présentées dans cette étude est important : la remarque est sûrement encore plus vraie pour les taxons supérieurs à l'espèce (genre et famille notamment). Sous réserve que les mêmes taxons clés soient représentés, le fonctionnement de l'écosystème est comparable, par conséquent les résultats sont transposables à ces autres systèmes.

Dans le cas d'îles plus éloignées, comme celles des Marquises ou des Australes, l'exportation des résultats semble moins réaliste puisque les conditions climatiques et géomorphologiques diffèrent grandement, l'endémisme y est élevé (Salvat *et al.* ; 1993). Pour ce qui concerne les structures de type atoll, la différence marquée avec l'île de Tahiti réside, entre autres, dans l'absence de flux terrigène, base de la perturbation. Dans ce cas, une étude plus complète basée sur la démarche adoptée ici doit établir le schéma de fonctionnement de ce type de système, au niveau benthique. Cependant, dans ce type de milieu à faible population humaine et peu développé économiquement (pas d'industrie et peu de rejets divers), il peut être difficile distinguer les effets des perturbations naturelles de ceux des perturbations anthropiques, l'intensité de ces dernières étant *a priori* faible et proche du « bruit de fond » naturel. A ce propos, nous avons

établi que la zone de Paea, malgré son urbanisation relative, est perçue au travers de l'analyse comme peu perturbée.

Pour d'autres îles du Pacifique sud, il semble possible d'adapter de la même façon la méthode et ses résultats, afin de diagnostiquer l'état de santé du milieu lagunaire : les taxons peuvent différer — notamment au niveau de l'espèce indicatrice représentée à Tahiti par *Dasybranchus* sp.1 — mais les mécanismes d'organisation des communautés face aux perturbations restent les mêmes (voir chapitre introductif sur les perturbations). Les résultats précédents montrent que si l'espèce indicatrice n'est plus *Dasybranchus* sp.1, il est possible de conserver le schéma de fonctionnement établi suite à l'étude de l'écosystème tahitien : en effet, l'évolution des variables relatives à la faune (richesse, abondance et biomasse) pour la famille des Capitellidae permet de déceler les perturbations anthropiques, plus particulièrement sous la forme d'enrichissement particulière (Figure 52). Cette caractérisation réalisée au moyen de l'étude de la famille des Capitellidae confirme qu'en milieu tropical les Capitellidae sont favorisées (en termes de biomasse ou densité) dans les aires perturbées par les apports anthropiques, comme en milieu tempéré (revue de Pearson et Rosenberg, 1978).

L'application des résultats à d'autres écosystèmes doit permettre de vérifier la sensibilité du schéma de fonctionnement établi et, notamment, de vérifier plus précisément les effets d'autres formes de perturbations anthropiques peu abordées dans ce cadre (polluants chimiques, extractions coralliennes, etc.).

5.3. COMPARAISONS AVEC LES RÉSULTATS OBTENUS EN MILIEUX TEMPÉRÉS PERTURBÉS : MODÈLES DE PEARSON ET ROSENBERG (1978) ET HILY (1984)

5.3.1. Particularité des variables relatives à la faune dans l'écosystème benthique tahitien

L'analyse des données de richesse taxonomique, densité et biomasse (moyennes annuelles) de l'écosystème benthique tahitien révèle une relation directe entre ces variables : les trois variables citées sont fortement corrélées et évoluent donc parallèlement (Tableau 29). Les variables densité et biomasse renvoient des informations redondantes pour ce qui concerne cet écosystème.

TABLEAU 29 —. Coefficients de corrélation entre les variables relatives à la faune. Tous les résultats sont très hautement significatifs ($p < 0.001$, $n = 18$). La demi-colonne de droite représente dans chaque cas le calcul des coefficients après élimination des valeurs « studentisées » (résidu réduit par l'estimation de la variance calculée sur l'ensemble des données amputé de l'observation considérée) s'écartant de l'intervalle $[+2, -2]$: ces stations sont (1) 11, 12, 31, 53 ; (2) 32,33,34,54 ; (3) 11, 14, 41, 51. ($p < 0.001$, $n = 14$). Soixante-six à 98 % de la variation d'une variable sont expliqués par une autre.

	Richesse (S)		Densité (A)		Biomasse (B)
Richesse (S)	5				
Densité (A)	0.81	0.96 (1)	5		
Biomasse (B)	0.93	0.99 (2)	0.84	0.98 (3)	5

Le gain de biomasse n'est pas limité à quelques taxons ; il est réparti de façon homogène entre toutes les populations. Un accroissement de la biomasse implique une évolution conjointe de l'abondance. Comme le confirme la forte corrélation entre ces deux variables avec la variable densité, l'augmentation de biomasse engendre aussi une diversification des populations. Cette dernière observation confirme les résultats obtenus sur la diversité, notamment à la forte représentation des espèces rares. D'autre part, les trois variables étant corrélées l'étendue de variation de la taille des taxons dans l'écosystème est homogène et réduite : ceci explique la faible taille générale de la macrofaune.

La représentation de ces trois variables peut être réalisée en fonction du gradient de perturbation entre zones, décelé par l'étude environnementale : zone 2 → zone 1 → zone 3 → zone 4 → zone 5, du plus perturbé au moins perturbé (Figure 53). Les points représentent la médiane des valeurs, pour les stations de chaque zone (sauf le Port qui n'a qu'une valeur) : ceci afin d'éviter de donner un poids trop élevé aux très faibles ou très fortes valeurs. Bien que les évolutions des variables soient corrélées, cette représentation permet de déceler un léger décalage entre la courbe des biomasses et celles des densités.

Cette figure permet de résumer le fonctionnement des communautés benthiques face aux perturbations anthropiques, qui se caractérisent essentiellement par des apports particuliers au niveau de l'écosystème lagunaire (rappelons que les effets toxiques des métaux lourds sont considérés comme négligeables dans cet écosystème tropical). Le milieu sans perturbations anthropiques voit une augmentation corrélée de la biomasse et de la densité de ses peuplements — puis de la richesse taxonomique — sous l'action de perturbations anthropiques croissantes, avec

dans une première phase intermédiaire, une augmentation un peu plus rapide de l'abondance, relayée

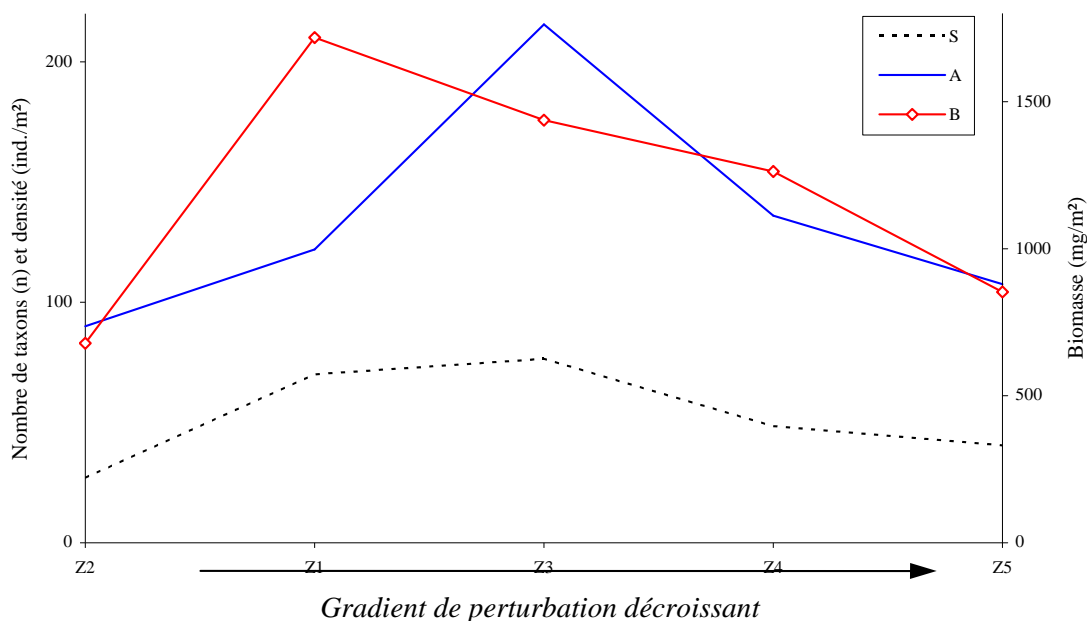


FIGURE 53 —. Evolution des variables relatives à la faune S, A et B en fonction d'un gradient de perturbation anthropique décroissant. Les points représentent les valeurs médianes des stations pour chaque zone.

dans une phase ultérieure par un pic de biomasse. Lorsque les impacts anthropiques sont maximaux, les trois variables S, A, et B chutent et reprennent une évolution parallèle. Ce dernier pic pour la variable biomasse traduit une augmentation de la biomasse moyenne des individus, voire des espèces, dans les communautés perturbées. Il est évident que la réalisation d'une étude à plus long terme et sur un plus grand nombre de zones permettrait un perfectionnement de ce schéma de fonctionnement. D'autres études définissent une échelle de perturbation et mettent en évidence diverses configurations : ainsi sont définies les zones subnormales, polluées ou de pollution maximale (Bellan *et al.*, 1980) ou les zones normale, déséquilibrée, écotonale, polluée et très polluée (Hily, 1983). Dans le cas de l'écosystème de Tahiti, l'absence de conditions de pollution maximale (stade azoïque) ne permet pas de fixer l'extrême de gradient et donc de définir l'échelle de perturbation. Le degré de perturbation des zones est donc défini relativement. Les zones d'extraction de matériaux coralliens, comme il en existe sur l'île voisine Moorea, pourraient constituer cet extrême puisque leur effet négatif sur la faune benthique est très marqué (Ricard, 1980) ; cependant ces milieux sont actuellement trop peu étudiés pour les prendre en considération dans cette étude.

5.3.2. Conséquence sur les comparaisons avec les milieux tempérés perturbés

5.3.2.1. Utilisation de l'ensemble des communautés de la macrofaune, niveau d'organisation supérieur

L'essentiel des recherches sur les milieux benthiques perturbés et pollués a été produit jusqu'à présent dans les milieux tempérés : c'est pourquoi les schémas conceptuels ou modèles divers sont basés sur des données de tels milieux. Le modèle qualitatif (SAB pour Species, Abundance and Biomass) de Pearson et Rosenberg (1978) décrit dans le chapitre introductif sur les

perturbations (page 18) est utilisé pour rendre compte de la structure de différentes communautés perturbées (Figure 54), tout comme celui de Hily (1984). D'autres méthodes graphiques, telles les courbes ABC (pour Abundance Biomass Comparison) de Warwick (1986), donnent des informations similaires. Toutes ces méthodes sont basées sur les évolutions comparées des variables relatives à la faune. Or, le paragraphe précédent montre que, dans l'écosystème étudié ici, les trois variables à la base de la plupart de ces études sont fortement corrélées. De plus, la Figure 53 fait état de courbes unimodales. Enfin, cette figure ne tient pas compte d'un gradient organique simple mais d'un gradient plus global synthétisant un ensemble de variables (relatives à la faune et environnementales) et de connaissances sur l'anthropisation du littoral, alors que le gradient représenté sur les schémas de synthèse de Pearson et Rosenberg (1978) puis Hily (1984) exprime un enrichissement organique, bien que corrélé à d'autres variables de l'écosystème (notamment turbidité ou taux de bactéries, dans le travail de Hily [*op. cit.*]). L'utilisation d'un gradient d'enrichissement organique simple pour rendre compte des perturbations anthropiques n'est pas directement applicable à l'écosystème benthique tahitien puisqu'il est apparu que les apports naturels terrestres influencent partiellement ce gradient : le gradient d'enrichissement organique tient compte de tout type de perturbation mais ne permet pas de distinguer celles d'origine naturelle de celles qui sont anthropogéniques. A première vue, si les modèles de milieu tempéré pour rendre compte des perturbations anthropiques peuvent s'appliquer à l'écosystème tahitien, ils nécessitent d'être adaptés aux conditions locales de perturbation : la différence principale résidant, à ce stade du raisonnement, dans la nature du gradient de perturbation.

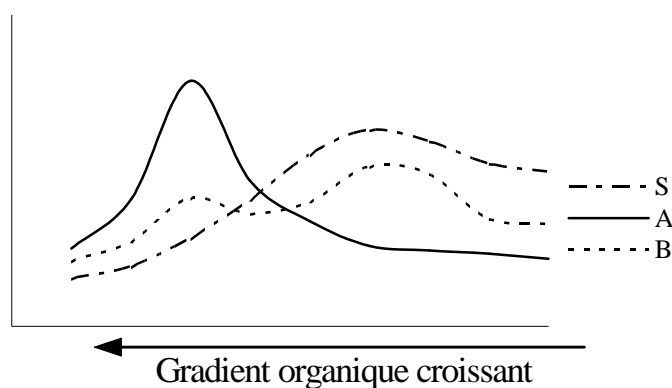


FIGURE 54 —. Schéma de l'évolution des variables SAB en fonction d'un gradient d'enrichissement organique, selon Pearson et Rosenberg (1978).

Pearson et Rosenberg (1978) établissent l'hypothèse que les peuplements benthiques réagissent de façon similaire face aux enrichissements organiques, quelle que soit la région géographique. La comparaison des deux groupes de courbes (Figure 53 et Figure 54) et les résultats de l'analyse de corrélation (Tableau 29) contredisent cette affirmation. Non seulement les courbes SAB montrent une évolution corrélée face aux perturbations anthropiques dans l'écosystème benthique de Tahiti mais en plus le faible décalage observé montre l'apparition d'un pic de biomasse succédant au pic de densité, alors que dans la Figure 54 le dernier pic à l'extrême du gradient (vers la gauche) est un pic d'abondance (pic d'opportunistes). Dans l'écosystème tempéré le pic d'opportunistes correspond à une diminution de la taille des individus soumis aux conditions d'enrichissement, alors que dans le système tropical une étape similaire traduit plutôt un effet inverse, à savoir une augmentation de la taille des individus soumis aux perturbations. D'autre part, les informations sur l'anthropisation du littoral de l'île de Tahiti montrent une absence d'industrie lourde très polluante ou de source de forte perturbation, comparées aux configurations de zones urbaines et industrielles de pays européens, par exemple, où les effets anthropiques sont souvent marqués et d'une intensité très supérieure à celle des impacts naturels. Les résultats acquis à propos de la station du port sont bien différents des bassins fortement eutrophisés et azoïques, comme dans

le port de Brest ou de Marseille (respectivement Hily, 1985 et Bellan, 1980). Le Port de Papeete est encore colonisé par des peuplements paucispécifiques et les sédiments sont bien oxygénés. Se peut-il donc que l'ensemble des perturbations observées dans l'écosystème lagunaire de Tahiti ne corresponde qu'à une partie du schéma établi pour des écosystèmes tempérés pollués ? C'est-à-dire que les différentes phases observées dans ce travail se situent uniquement dans la « zone de transition » du schéma de Pearson et Rosenberg de 1978 ou dans la « zone normale » ou celle de « déséquilibre » du schéma de Hily (1984), ou encore, dans la zone « non polluée » ou la « zone modérément polluée » de Warwick (1986). Cette hypothèse est remise en cause puisque l'enrichissement organique à la base des deux premiers schémas n'excède pas celui mesuré dans le port de Papeete (plus de 12 % de matière organique). Le gradient d'enrichissement organique, utilisé comme indicateur de perturbation, produit des résultats différents dans les écosystèmes tropicaux : les échelles de ce gradient ne sont pas équivalentes en milieu tempéré et en milieu tropical (Figure 54). Alongi (1990), après une revue des études entreprises sur les milieux tropicaux pollués, constate que dans ces derniers les communautés benthiques montrent des réponses négatives aux effets de la pollution et différentes de celles prévues par Pearson et Rosenberg (1978) : la présente étude confirme la conclusion de cet auteur. L'étude des variables relatives à la faune et environnementales a montré auparavant la nécessité d'un usage conjoint de plusieurs de ces variables pour définir un gradient de perturbation. Plusieurs hypothèses sont émises pour expliquer l'organisation particulière des communautés tropicales étudiées face aux perturbations anthropiques :

- ⇒ les aires de pollution maximale, constituant la situation extrême du gradient d'enrichissement, ne sont pas représentées dans cet écosystème tahitien, à cause des effets limités des éléments chimiques polluants ou inhibiteurs biologiques (métaux lourds ou pesticides) qui agissent dans de nombreux écosystèmes tempérés en synergie avec les apports organiques pour provoquer la disparition de la faune benthique ;
- ⇒ dans ces conditions, les communautés présentes persistent grâce à un mécanisme de lutte contre l'eutrophisation (bioturbation), qui agit beaucoup plus efficacement que dans les communautés tempérées équivalentes ;
- ⇒ l'enrichissement organique dû aux activités anthropiques, par son effet « stress » (voir introduction), a un effet stimulant sur le développement des communautés, au moins dans une première étape ;

La première hypothèse est difficile à vérifier avec les connaissances actuelles. La deuxième est une caractéristique de systèmes tropicaux et est traitée dans la section suivante (§ 5.4) ; il en est de même pour la troisième hypothèse. Par ces caractéristiques, l'écosystème tahitien diffère grandement de ceux occupant les milieux littoraux tempérés.

5.3.2.2. Utilisation d'espèces indicatrices, niveau d'organisation inférieur

Même si l'étude spatiale de sous-systèmes présentant des stades d'évolution différents a permis dans le cas présent de comprendre l'évolution globale des principales variables relatives à la faune et environnementales, elle reste insuffisante pour mettre en évidence les successions d'espèces comme peut le faire une étude à long terme. Quelques tendances plus fines peuvent être décelées mais leur validation nécessite d'entreprendre des travaux complémentaires plus spécialisés. Lorsque l'échelle d'observation change et que l'intérêt se porte non pas sur la biomasse totale de la biocoenose benthique ou de taxons supérieurs (phyla, classes, ordres) mais sur la biomasse de chaque espèce, de nouvelles informations peuvent être récoltées. Les caractéristiques

de l'écosystème benthique de Tahiti diffèrent sensiblement de celles des écosystèmes côtiers tempérés.

Ainsi, l'utilisation des genres ou espèces indicateurs tempérés, semble limitée puisqu'aucun parmi les genres de polychètes cités par Pearson et Rosenberg (1978) et qui sont récoltés dans les stations (par exemple *Capitella*, *Polydora*, ...) ne renseigne sur les conditions d'enrichissement ; ils font généralement partie du lot d'espèces rares. Pourtant, ces auteurs précisent que les genres (voire les espèces) utilisés comme indicateurs de diverses phases d'enrichissement seraient largement ubiquistes (« ... occurring all over the world. »). Seule l'espèce *Glycera cf. lancadivae*, représentante des Glyceridae, correspond à la notion d'espèce indifférente décrite par Hily (1983). Dans les systèmes côtiers tempérés, une même espèce peut persister le long du gradient d'enrichissement organique et passer d'une faible représentation à une forte dominance. L'explosion de sa biomasse (pic d'opportunistes) renseigne sur la phase d'enrichissement du système (Figure 54). En Bretagne c'est le cas d'espèces des familles Capitellidae et Cirratulidae ou d'oligochètes (Hily et Glémarec, 1990). L'identification de certaines espèces clés ainsi que la connaissance de leurs caractéristiques écologiques sont donc nécessaires à la compréhension des phases de succession des communautés soumises à des perturbations. Sur ce dernier point, l'essentiel est à réaliser pour ce qui concerne les écosystèmes polynésiens, voire, plus généralement, pour les écosystèmes côtiers tropicaux.

Essentiellement par sa faible étendue temporelle, le plan d'échantillonnage de cette étude n'est pas adapté à la mise en place de groupes écologiques et la notion d'espèce indicatrice en milieu marin étant sujet à polémiques, il est seulement possible de cerner quelques espèces qui semblent fournir une information complémentaire de celle apportée par l'étude de niveaux d'organisation supérieurs, pour mettre en évidence des perturbations du milieu. Warwick (1993) précise que les espèces indicatrices sont probablement mieux utilisées comme élément de confirmation ou comme partie de méthodes plus globales de mesure de la pollution (comme l'étude de la structure des communautés). Selon le même auteur, la dominance d'une espèce peut indiquer des conditions de pollution mais son absence ne peut certainement pas indiquer une absence de ces conditions. Les caractéristiques écologiques de l'écosystème benthique de Tahiti ne permettent d'utiliser que l'aspect qualitatif (présence/absence) des espèces : en effet l'enrichissement induisant un accroissement de la diversité, la variation de biomasse de chaque espèce est limitée à une faible étendue, hors de cet intervalle de tolérance restreint l'espèce disparaît (Tableau 29). L'étude de la diversité globale ou locale (page 104 et Annexe 6) a montré que les espèces sont en majorité rares, c'est-à-dire qu'elles ne sont généralement représentées que dans quelques unes (voire une seule) des dix-huit stations étudiées ; surtout, les sous-systèmes étant pour la plupart en équilibre dynamique ou structurés, aucune dominance régulière (c'est-à-dire dans plus d'une ou deux stations) de telle ou telle espèce n'est décelée. Les espèces ont donc des niches très étroites qui correspondent à des conditions écologiques précises, avec ou sans effets des perturbations. En pratique, la seule espèce caractéristique d'un enrichissement anthropogénique est la polychète *Dasybranchus* sp.1, localisée essentiellement dans les chenaux. Se baser sur l'absence ou la présence d'autres espèces que celle-ci peut conduire à des erreurs d'interprétation. Hily (1984) peut définir un certain nombre d'espèces indicatrices de conditions de pollution dans la rade de Brest, mais son étude porte sur trois années de prélèvements et est basée sur une connaissance déjà développée des espèces benthiques tempérées : que ce soit à propos de leur régime trophique, de leur période de reproduction en conditions normales, de leurs compétiteurs éventuels, etc.

5.3.2.3. Utilisation de niveaux d'organisation intermédiaires

Dans ce type de démarche, ce ne sont plus les variables concernant l'ensemble des communautés ou au contraire une seule espèce qui sont utilisées mais plutôt les variables ou les caractéristiques trophiques concernant des classes (polychètes, gastéropodes, etc.) ou autres groupes taxonomiques supérieurs à l'espèce. L'efficacité de l'utilisation de tels groupes, supérieurs

à l'espèce, est l'objet de nombreux articles (Warwick, 1988 ; Ferraro et Cole, 1990, 1992, 1995 ; Sommerfield et Clarke, 1995) car il s'agit généralement d'un élément déterminant la validité et le rendement de l'étude. La Figure 50 et la représentation de l'ACP (Figure 46) montrent que la proportion des mollusques et polychètes est fonction de la perturbation du milieu ; notamment quand l'enrichissement croît les bivalves sont de moins en moins représentés parmi les mollusques. Au Japon, dans l'expérimentation d'Omori *et al.* (1994), une telle tendance au remplacement des bivalves par les polychètes est interprétée comme une conséquence d'un stress environnemental. Ils ajoutent qu'une dominance des polychètes indique une surcharge de matière organique. En milieu tropical, sur la Grande Barrière australienne les bivalves Tellinidae dominent, en termes d'abondance, dans les lagons situés à l'extrémité du plateau continental, par conséquent les plus éloignés de la côte (Riddle, 1988). Nos résultats confirment le rôle des perturbations dans les mêmes successions mollusques-polychètes et plus précisément bivalves-polychètes.

En revanche, il apparaît aussi que la dominance des polychètes ne traduit pas forcément un enrichissement organique puisque nous avons vu que les systèmes déstructurés des frangeants de zones peu perturbées organiquement (41 et 51) sont aussi dominés par les polychètes. La structure trophique du groupe des polychètes apparaît comme une meilleure source d'information à propos de la variabilité spatio-temporelle des perturbations, résultat qui concorde avec celui de Paiva (1993). La structure trophique des communautés de polychètes a permis d'expliquer le mode d'action des apports terrigènes dans l'écosystème et de valider ainsi l'hypothèse émise à la suite de l'analyse environnementale. En pratique, aussi bien en milieu tropical qu'en milieu tempéré les polychètes sont répandues et relativement faciles à aborder (sur la plan de l'échantillonnage ou de la détermination taxonomique par exemple), ce qui les rend très utilisées dans toutes les études écologiques benthiques. La capacité de nombreuses espèces de polychètes à persister ou se développer le long de gradient de perturbation (Pearson et Rosenberg, 1978 ; Hily, 1984) les rend encore plus attractives pour la mise en évidence des perturbations. En s'intéressant aux familles, il apparaît que celle des Capitellidae est souvent citée dans les études traitant de pollution.

Le modèle établi par Hily (1983, 1984) fournit une information qui devait à l'origine compléter celle apportée par l'étude des variables SAB. Le long d'un gradient de pollution (assimilé à un enrichissement organique), les variables concernant l'ensemble des espèces évoluent de façon hétérogène : il est ainsi possible de définir des groupes d'espèces appelés groupes de « polluo-sensibilité » ou groupes écologiques qui répondent (au travers des variables SAB) de façon identique aux conditions de leur environnement. Ces groupes correspondent donc à un niveau d'organisation supérieur à l'espèce. La classification en groupes écologiques selon la méthode d'Hily n'est finalement pas prise en compte dans cette étude du fait de sa courte étendue temporelle et du manque de connaissances sur les espèces rencontrées.

En conclusion il apparaît nécessaire de grouper plusieurs niveaux d'information afin de connaître le milieu et de comprendre son fonctionnement face à diverses perturbations. Il est ainsi possible d'utiliser simultanément les variables fournies au niveau d'une espèce, d'une classe entière, d'un ensemble de groupes trophiques, *etc.*, pour mettre en évidence des perturbations anthropiques dans un écosystème : cette démarche a été adoptée précédemment dans la mise en place de l'outil. De plus, le manque de connaissances sur les espèces tropicales (durée de vie, stratégies de reproduction, régimes trophiques parfois, *etc.*) favorise plutôt une approche systémique, comme elle est réalisée dans cette analyse ou encore dans des analyses basées sur la production benthique mesurée directement (Clavier *et al.*, 1994). Il est à noter que les informations apportées par le niveau spécifique constituent la base de l'analyse écologique, mais il est probable qu'une erreur à propos du régime trophique d'une espèce a des conséquences moindres si l'interprétation est réalisée au niveau de la communauté (intégrant ainsi cette espèce parmi les autres et atténuant l'erreur) plutôt qu'au niveau de cette seule espèce utilisée, par exemple, comme espèce indicatrice. Les schémas utilisés pour expliquer le fonctionnement des communautés face aux perturbations communément appliqués dans les milieux tempérés se révèlent peu précis lorsqu'ils sont appliqués à cet écosystème tropical, ou sont même contradictoires quant à l'évolution de la biomasse individuelle. Cependant les phases de croissance puis de diminution des

variables S, A ou B sont aussi observées dans cette étude mais selon des séquences et des intensités différentes, qui ne conduisent pas à des situations aussi caractéristiques que celles qui apparaissent sur le schéma de Pearson et Rosenberg (1978) ou dans le modèle de Hily (1984) : dans les écosystèmes tropicaux, l'étude comparative des variables S, A, et B semble apporter moins d'informations dans la mise en évidence des perturbations (par rapport aux écosystèmes tempérés).

Est-il possible de discerner plus précisément les mécanismes qui contribuent à la succession des communautés, sous l'action de perturbations ? La section suivante traite quelques uns des facteurs pouvant conditionner les successions décrites.

5.4. AGENTS DE LA DYNAMIQUE DES COMMUNAUTÉS DE L'ÉCOSYSTÈME BENTHIQUE DE TAHITI

5.4.1. Mouvement des sédiments et des particules diverses : effets sur la distribution des communautés

La mobilité des sédiments est un facteur primordial dans la distribution des communautés benthiques. La faune paraît plus sensible aux mouvements sédimentaires horizontaux que verticaux (Zühlke et Reise, 1994). Ils affectent aussi bien la phase de recrutement que les individus déjà établis (Krager et Woodin, 1993). Les agents responsables sont l'hydrodynamisme et la bioturbation : à petite échelle ces deux facteurs peuvent être considérés comme source de perturbation pour les communautés benthiques. Actuellement, il est difficile de faire la part des effets physiques et des effets biogènes (Yokoyama *et al.*, 1985 ; Krager et Woodin, 1993). Cependant, ces deux facteurs ont des effets directs et indirects complexes qui ne sont pas seulement limités au seul mouvement de sédiments.

L'hydrodynamisme a un double rôle : d'une part il conditionne les apports de matière organique au milieu benthique (Bianchi et Massé, 1974 ; Pearson et Rosenberg, 1978) ; d'autre part il érode le substrat benthique et favorise la resuspension des particules (Rhoads et Young, 1970), parfois sur une grande profondeur (jusqu'à 30 cm, Alongi et Christoffersen, 1992). Cette mobilité des sédiments induite par l'action physique agit sur les conditions de recrutement et de développement de la faune (§ 5.4.3, p. 157). La connaissance empirique acquise à propos des stations de l'étude montre que les plus profondes (chenaux et transitions, types 3 et 2) sont soumises à des courants orientés vers la passe mais qui ne provoquent pas de remaniement important des sédiments. La déposition particulaire dominante est attestée par la présence des sédiments fins et des forts taux de sédimentation (voir synthèse des résultats environnementaux). Pour les stations 33 et 53 (chenaux Outumaoro et Mahaena), les champs de macrophytes ont un rôle protecteur vis-à-vis des effets hydrodynamiques et favorisent l'accumulation des sédiments fins (Curras *et al.*, 1993). Les stations de platier interne et de récif frangeant sont soumises, par leur position et par leur faible profondeur, à un hydrodynamisme marqué : la station 51 de Mahaena constitue la situation extrême avec les plus faibles valeurs de biomasse et de production. Dans ce cas l'hydrodynamisme inhibe l'expansion des communautés benthiques et maintient le système dans un état proche du début de succession (section sur la diversité). Les rôles respectifs de la nuisance physique et du manque de dépôt organique ne peuvent être identifiés ici. La resuspension affecte l'interface eau-sédiment et représente le principal facteur des apports de nourriture pour les organismes suspensivores. Une resuspension trop forte peut cependant excéder le seuil de tolérance de ces organismes et provoquer leur disparition (Rhoads et Young, 1970). Les suspensivores de l'écosystème benthique de Tahiti sont des polychètes (Chaetopteridae) ou des bivalves : les Chaetopteridae sont caractéristiques des aires de récif frangeant.

Les situations exceptionnelles avec fort hydrodynamisme affectent peu les chenaux qui sont profonds, bien que dans la zone de Mahaena des amas de débris d'*Halophila decipiens*, espèce cantonnée au seul chenal (21 m), aient été observés au niveau de la station de transition (9 m) signifiant un arrachage des éléments végétaux par un hydrodynamisme exceptionnel. Ce sont les stations moins profondes qui sont affectées : lors de l'épisode de houle de février 1994 des colonies de scléractiniaires (vivantes) de plusieurs dizaines de centimètres de diamètre ont été arrachées au substrat voisin de la station 12 (Arue) et transportées à plusieurs mètres ou dizaines de mètres de là. Il est à noter que les plus grosses colonies arrachées (genre *Acropora*) vivaient toujours un an plus tard, posées sur les sédiments de la station 12 et possédaient déjà une faune associée constituée par divers invertébrés et poissons de la famille des Pomacentridae. Ce détail révèle la variété dans les mécanismes de mise en place des nouvelles communautés et dans l'évolution de l'écosystème. Les effets hydrodynamiques forts peuvent donc perturber les communautés et plus particulièrement les

organismes sessiles (sur substrats durs) ou peu mobiles (organismes tubicoles des substrats meubles), à des échelles spatiales et temporelles données. Alongi (1992) prête cependant à ces conditions exceptionnelles plusieurs rôles : elles peuvent compléter les effets de la bioturbation, en agissant au-delà de premiers centimètres auxquels elle est limitée, et aussi limiter le développement de conditions de forte anaérobie. Les profils redox des stations montrent bien ce dernier effet au niveau des stations de frangeant ou de platier interne. Nous avons vu que la station de frangeant de Mahaena (51) représente un écosystème simplifié (déstructuré) essentiellement du fait d'un hydrodynamisme récurrent.

Le rôle de la bioturbation dans les écosystèmes benthiques est un facteur majeur dans l'organisation de la structure des communautés. C'est pour cette raison que, même s'il n'est pas directement quantifié dans cette étude, une description du phénomène est entreprise dans le paragraphe suivant.

La bioturbation est essentiellement représentée au niveau de l'interface eau-sédiment et dans les centimètres sous-jacents : une étude de Wheatcroft *et al.* (1994) montre que 80 % de la faune est localisée dans les deux premiers centimètres de sédiment. Sous toutes les latitudes la majorité de la faune se situe dans les 2 à 5 premiers centimètres (Rhoads et Young, 1970 ; Alongi et Christoffersen, 1992 ; Levin *et al.*, 1994). Cependant, des exemples de grande macrofaune (Callianassidae) creusant des galeries jusqu'à 1.5 mètre de profondeur sont décrits par Vaugelas et Saint Laurent (1984) et Vaugelas (1985). Une étude précédente (Frouin, 1992) a montré que les effets de la bioturbation, dans diverses stations de l'atoll de Tikehau et de platier interne de Tahiti, ne sont pas décelés au-delà de 8 cm de profondeur dans les sédiments. Pour les stations à sédiments très fins ou vaseux aucun résultat n'est disponible. Les résultats quantitatifs et qualitatifs de notre étude révèlent cependant que, dans ce type de sédiments fins, l'activité de bioturbation persiste. Notamment, dans les stations vaseuses du Port ou d'Arue il est vraisemblable que les espèces fouisseuses peuvent se retirer au-delà des 20 cm de profondeur atteints par les carottiers.

Le transport des sédiments par l'activité de bioturbation se fait selon deux modes : la biodiffusion qui correspond à des déplacements de particules à petite échelle et qui sont une conséquence indirecte de l'activité de la faune (fouissage,...) ; la bioadvection qui concerne les déplacements rapides et à plus grande échelle. Ce dernier mode est le fait des « conveyor-belt feeders » et « reverse conveyor-belt feeders » : ce sont essentiellement des polychètes (Rhoads, 1974) qui dans le premier cas vivent tête en bas et remontent les sédiments vers la surface par leur activité de nutrition et dans le deuxième cas vivent en position inverse, provoquant le mouvement de sédiment inverse. Les Capitellidae sont des « conveyor-belt feeders » (Wheatcroft *et al.*, 1994). Les effets de la bioturbation sont capitaux dans le fonctionnement des écosystèmes benthiques, tant au niveau de la modification de conditions physiques et chimiques des sédiments que des conditions biologiques.

Les conditions physiques sont de deux ordres. D'une part, les structures de bioturbation (monticules) présentes à l'interface eau-sédiment modifient l'hydrodynamisme local (Jumars et Nowell, 1984) et, par conséquent, les conditions de sédimentation des particules de la colonne d'eau (Eckmann, 1983), ainsi que celles de remise en suspension des particules liées à l'interface. Alors que les fonds sédimentaires de lagons d'atoll de Polynésie ou d'Australie (Alongi, 1989, figure 5) peuvent être couverts de monticules de plusieurs dizaines de centimètres de haut, dans les chenaux de Tahiti les monticules sont limités à quelques centimètres de hauteur, les plus gros étant très dispersés. Une modification des conditions hydrodynamiques par leur structure semble limitée. D'autre part, la bioturbation modifie la texture du sédiment, notamment en augmentant sa teneur en eau, limitant ainsi la compaction (Diaz *et al.*, 1994). Cette activité engendre une instabilité des sédiments sans cesse remaniés. Dans tous les cas, ces modifications nuisent à certaines communautés et en favorisent d'autres (Brey, 1991 ; Krager et Woodin, 1993). Par exemple Rhoads et Young (1970) ont montré que les polychètes dépositivores inhibent de cette façon l'installation et le développement des espèces suspensivores, alors que Driscoll (1975) montre que les communautés bactériennes sont favorisées par l'accroissement de la surface disponible et par la

présence de nourriture (biodépôts). Les Thalassinidea (du genre *Callianassa* notamment) sont de grands agents bioturbateurs (Alongi, 1988) et exercent une action sur la structure des sédiments : ils enfouissent les sédiments grossiers et ramènent les sédiments fins vers la surface (Vaugelas et Saint Laurent, 1984). La bioturbation favorise donc la présence des éléments fins (notamment des biodépôts) dans la couche sédimentaire superficielle.

Les conditions chimiques des sédiments sont modifiées par la bioturbation. Les effets sur les cycles chimiques, dont celui de la diagénèse, sont manifestes (Vaugelas, 1985 ; Davis, 1993) et sont dus aux mouvements d'eau interstitielle et autre transport de matière organique dans les diverses couches sédimentaires. Davis (1993) met en évidence le rôle de l'advection dans la reminéralisation du carbone. Les taux de diffusion sont multipliés par un facteur 2 à 10 sous action de la bioturbation (Heip, 1995 ; d'un facteur 8 selon Forster *et al.*, 1995). Les effets instantanés concernent les conditions d'oxygénation des sédiments, étudiées dans ce travail au moyen des mesures de potentiel d'oxydoréduction. Le remaniement des sédiments et l'accroissement de la porosité favorisent la circulation de l'eau interstitielle et assurent une pénétration de l'oxygène dans le substrat. Mais le rôle majeur est joué par l'activité de ventilation de ces espèces (Forster et Graf, 1992 ; Forster *et al.*, 1995). Les galeries ou tubes de diverses espèces constituent des extensions de l'interface eau-sédiment. Inversement, mais probablement dans une moindre mesure, cette faune peut favoriser des phases anaérobies en enfouissant de la matière organique en profondeur (Heip, 1995) : des fèces ou de la matière organique non consommée peuvent ainsi être stockés par les genres *Callianassa* dans des diverticules (Vaugelas et Buscail, 1990). De cette façon, le potentiel d'oxydoréduction se trouve aussi modifié. Les valeurs du potentiel affectent la composition des communautés bactériennes en définissant les processus aérobie, de fermentation, de dénitrification, de sulfato-réduction ou, dans le cas de potentiels fortement négatifs ($E_h = -300$ mV), de méthanisation (ces caractéristiques sont détaillées par Marty *et al.*, 1989).

Les effets de la bioturbation sur les conditions biologiques ont déjà été abordés avec l'exemple des dépositivores et suspensivores de Rhoads et Young (1970) ou des bactéries. L'exemple de l'exclusion (en termes de colonisation et développement) des suspensivores par l'activité des dépositivores dans l'étude de Rhoads et Young (*op. cit.*) est la base de l'hypothèse d'amensalisme de groupe trophique (amensalisme s'opposant à commensalisme). La modification des conditions d'oxygénation agit directement sur les communautés : l'anoxie dans les sédiments s'accompagne généralement d'une disparition des espèces de la macrofaune, comme c'est le cas dans les sédiments très enrichis (Pearson et Rosenberg, 1978). Selon les espèces, les seuils de tolérance varient (Fenchel en 1969 étudie la distribution de la faune en fonction du potentiel redox). Les taxons comme *Callianassa* peuvent être qualifiés de régulateurs puisqu'ils assurent l'oxygénation des sédiments et, par conséquent, la présence des bactéries aérobies et de toute la faune aérobie. La bioturbation est donc un facteur clé de la distribution des espèces mais la quantification de ses effets est peu réalisable actuellement. Pour cette raison, les effets de la bioturbation ne sont pas étudiés distinctement dans ce travail.

Néanmoins, une conséquence de l'activité de bioturbation apparaît sans aucun doute dans la station du Port et dans une moindre mesure dans les stations semblables de la zone d'Arue (13 et 15). Les sédiments vaseux non compacts, les fortes abondances des terriers de plus de 5 mm de diamètre, les potentiels redox positifs jusqu'à plus de 20 cm de profondeur dans le cas du Port ainsi que la présence régulière (vraisemblablement sous-estimée) d'individus des genres *Alpheus* et *Callianassa*, ainsi que des plus grosses polychètes Capitellidae de l'écosystème (*Dasybranchus* sp.1), tendent à prouver que le remaniement est intense et empêche toute phase anaérobie. Les terriers sont probablement l'oeuvre d'individus des genres cités précédemment et leur densité élevée (436 ± 21 par m² pour la station du Port) est l'écho d'une intense activité. Ceci a une importance majeure dans le devenir de la matière organique accumulée dans les sédiments. Des prélèvements par carottier en Plexiglas ont été directement stockés en aquarium : des galeries sont préservées et des individus du genre *Callianassa* les occupent. Dans l'espace confiné du carottier (ouvert dans sa partie supérieure), les sédiments prennent une couleur noire en quelques jours

excepté autour de la plupart des galeries ; parallèlement, en l'absence de ces animaux, la carotte témoin prend au fil des jours cette couleur sombre dans tout son volume et dégage une odeur nauséabonde. Ces observations confirment l'importance de l'activité de ce type d'individus pour le maintien des conditions aérobies dans les sédiments. Si une perturbation quelconque de l'écosystème amène la disparition de la niche occupée par ces espèces régulatrices, il semble probable que les conditions du milieu tendraient vers une anoxie, phase ultime de l'eutrophisation, et une disparition de la faune (aérobie). Pearson et Rosenberg (1978) indiquent que les modifications apparaissant le long d'un gradient croissant d'enrichissement organique induisent une réduction du remaniement des sédiments, liée à la simplification des communautés : les résultats de cette étude tendent à prouver que le mécanisme n'est pas aussi simple, dans une certaine échelle de perturbations. L'intensité de la bioturbation est plus liée à la qualité des individus qu'à leur quantité. Quelques espèces, voire une seule, peuvent être responsables de l'essentiel de la bioturbation. De plus, les individus du genre *Callianassa*, connus pour remanier les sédiments de lagons tropicaux peu perturbés, montrent ici une préférence pour les sédiments vaseux des stations du Port ou d'Arue. Il serait intéressant d'estimer plus précisément les densités réelles de ces individus et le taux de remaniement qu'ils induisent.

5.4.2. Distribution de la petite macrofaune et considérations sur la taille de la faune benthique tropicale

Malgré des densités élevées la petite macrofaune semble peu représentée dans cet écosystème, par rapport aux données de Riddle *et al.* (1990). Avec une biomasse moyenne de petite macrofaune d'environ 984 mg/m², le lagon de Davies Reef est cinq fois plus peuplé que les stations de Tahiti : seule la station enrichie 31 excède cette valeur. D'autre part, les plus fortes valeurs d'abondance, biomasse et production sont enregistrées dans les stations de platier interne (type 4) et de la zone de Paea (zone 4), c'est-à-dire celles qui sont le moins soumises aux apports particuliers. Pour la macrofaune une distribution inverse est observée. Cette opposition pourrait s'expliquer par le rôle de la prédation par la grande macrofaune sur la petite mais les carnivores de la grande macrofaune étant fortement présents dans tous les types de stations, notamment en platier interne, leur effet ne peut être responsable d'une distribution aussi déséquilibrée de la petite macrofaune. De plus, les dépositivores qui consomment indirectement le micro ou le méiobenthos (et sont en fait omnivores — Alongi, 1988) ne consomment pas la petite macrofaune. L'alternative réside dans l'hypothèse d'effets inhibiteurs de la grande macrofaune, notamment des dépositivores, sur la petite macrofaune par l'action de bioturbation, dont les principaux effets sont traités ci-dessus. Le rôle de la petite macrofaune apparaît non négligeable dans le fonctionnement de l'écosystème benthique (par sa forte production notamment) mais les informations sur la structure de l'écosystème et les réactions des communautés face aux perturbations peuvent, dans le cas de ce système benthique, être fournies par l'étude de la seule grande macrofaune. En revanche, l'étude détaillée de la petite macrofaune est nécessaire pour appréhender le fonctionnement de l'écosystème au niveau de la phase de recrutement.

Du fait du caractère sommaire de l'étude de ce type de faune, seules quelques conclusions générales peuvent être tirées, notamment à propos de la taille de la faune benthique tropicale. Les biomasses moyennes par individu sont faibles (du microgramme au dixième de mg pour la petite macrofaune et du dixième de mg au centième de g pour la grande, sans tenir compte des Conidae). De plus, les individus dépassant 50 mm sont rares dans les prélèvements. La corrélation des variables S, A et B (Tableau 29) a montré que le gain de biomasse dans l'écosystème se traduit par l'apparition de nombreuses nouvelles espèces et non par la dominance d'une seule espèce avec des individus plus gros ou plus nombreux.

5.4.3. Recrutement

Cet élément de la dynamique des populations n'a pas fait l'objet d'expérimentations dans le cadre de cette étude, n'entrant pas dans ses objectifs. L'organisation des écosystèmes est cependant grandement dépendante des conditions d'arrivée des nouveaux individus dans les communautés. L'activité de reproduction peut être engagée plusieurs fois dans l'année, indépendamment d'éventuelles saisons mais pouvant dépendre d'événements divers tels les cycles lunaires, les crues, *etc.*, dont les effets sont encore peu connus sur les populations d'invertébrés benthiques (Alongi, 1990). Hutchings (1983) souligne aussi les fortes fluctuations dans les taux de recrutement, qui sont dues à des conjonctions de facteurs difficiles à identifier. Les obstacles au recrutement sont divers.

Les effets physiques sont primordiaux dans certains cas : les faibles biomasses et densités observées sur certains récifs frangeants de Tahiti (station 51 ou même 41) sont expliquées dans ce travail par les conditions hydrodynamiques, défavorables à la fixation de larves dans des sédiments mobiles. De nombreux auteurs étudiant les milieux benthiques peu profonds démontrent en effet que les variables relatives à la faune (S, A ou B) augmentent en fonction de la protection du milieu vis à vis de l'action hydrodynamique (Trevallion *et al.*, 1970 ; Ansell *et al.*, 1972 ; Withers, 1977 ; Dexter, 1984 et 1989). Les stations de frangeant d'Arue (11) ou d'Outumaoro (31), avec des conditions plus calmes (milieu abrité en fond de baie), comptent parmi les plus peuplées.

Sur le plan biologique, un exemple d'actions interspécifiques sur le recrutement est l'amensalisme de groupe trophique abordé dans les sections précédentes. Les larves des suspensivores ne peuvent se fixer ou se développer sur le substrat instable et enrichi en pérites, entretenu par les dépositivores. Dans un autre contexte, Hily et Glémarec (1990) citent en exemple le cas des dépositivores de surface *Melinna palmata* qui, par leur exploitation des sédiments, inhibent l'apparition de nouvelles cohortes, notamment de celles de leur propre espèce. De plus, la section précédente montre que la petite faune, qui est *a priori* riche en juvéniles divers, n'est que peu représentée dans la plupart des stations vraisemblablement pour des raisons similaires. D'autres interactions biologiques influant sur le recrutement se situent au niveau des relations trophiques entre les espèces. Les larves des espèces tropicales passent en majorité par une phase planctonique plus ou moins brève (Keough, 1988) et sensible à la prédation : Hutchings et Murray (1982) constatent ce dernier effet sur le recrutement de polychètes de substrat dur. Il est ainsi probable que les suspensivores, peu représentés dans les sédiments mais très communs au niveau des substrats durs (colonies madréporaires), exercent une pression importante sur les stocks de larves séjournant dans la colonne d'eau. L'écart entre les faibles densités observées en conditions non perturbées et celles observées en conditions enrichies — ces dernières montrent les densités maximales que peut supporter le milieu — ainsi que les différences entre les densités de la petite macrofaune et de la grande, paraissent mettre en évidence un contrôle de la densité des communautés au niveau des petits individus.

5.4.4. Présence de macrophytes

Les cas de l'herbier d'*Halophila* (53) ou du champ d'*Halimeda* (33) révèlent trois caractéristiques liées à la présence de macrophytes : pour les communautés de la macrofaune elles ont un rôle de protection, de stabilisation des sédiments et de ressource trophique.

En ce qui concerne la fonction de protection, l'ensemble des réseaux foliacé et racinaire (ou rhizoïdal) offrent une protection contre la prédation (revue in Everett, 1994), permettant ainsi l'arrivée et le développement de larves et juvéniles. Il est à noter que ce type de structure favorise aussi les recrutements ou la présence d'une épifaune associée, notamment des décapodes macroures pour cette étude.

Ces macrophytes tendent à stabiliser les sédiments (Baron *et al.*, 1993) et limitent les effets de l'hydrodynamisme vis à vis des communautés de la macrofaune (Somaschini *et al.*, 1994). Les taux de sédimentations sont accrus par les structures érigées des macrophytes favorisant ainsi l'accumulation de sédiments fins (Curras *et al.*, 1993 ; Everett, 1994) : les 25 % de particules fines mesurés dans la station 53 de Mahaena (alors que les valeurs enregistrées dans les autres stations ne dépassent pas 5 %) peuvent donc s'expliquer par ce phénomène. Cette stabilisation des sédiments permet la cohabitation de plusieurs groupes trophiques : notamment dépositores et suspensivores (Rhoads et Young, 1970). La présence de macrophytes complique donc les analyses tentant d'évaluer les effets des perturbations du milieu. De même, Everett (1994) montre que des différences dans la qualité des macrophytes (algues ou angiospermes) induisent des effets différents sur les communautés de l'endofaune. Les peuplements observés dans les deux types de stations de Tahiti (33 et 53) sont effectivement différents. L'herbier (53) présente notamment une des plus fortes biomasses de bivalves (deuxième rang après la station 42) alors que le champ d'algues montre une situation opposée. Everett (*op. cit.*) émet l'hypothèse que la couverture algale a un effet inhibiteur sur l'abondance des bivalves, mais dans notre cas il est difficile de définir le facteur responsable. En revanche, la biomasse des polychètes suit une distribution inverse. Ce résultat correspond à l'évolution générale inversée des biomasses des bivalves et polychètes de la Figure 50, malgré l'effet des macrophytes il est donc possible de retrouver le gradient de perturbation établi précédemment et de constater que le remplacement des bivalves par les polychètes est aussi valable avec une couverture macrophytique. Dans tous les cas, les variables S, A et B sont généralement fortes comparées à celles du sédiment nu : cet aspect favorisant des macrophytes vis à vis des communautés benthiques est communément admis (Baron *et al.*, 1993 ; Curras *et al.* 1993 ; revue in Somaschini *et al.*, 1994).

L'aspect trophique est aussi un facteur clé pour comprendre le rôle des macrophytes dans l'écosystème. Dans de tels systèmes, la qualité et la quantité de la nourriture sont plus importantes (Curras *et al.* 1993). Les apports en nutriments dus à la dégradation des macrophytes bénéficient aux suspensivores (Baron *et al.*, 1993) ou aux dépositores (Everett, 1994) et se font probablement avec une forte intensité. La structure trophique de la macrofaune est dominée par les carnivores et dépositores dans les deux types de stations, sans oublier une forte proportion de suspensivores (bivalves) en 53, ce qui correspond aux résultats des auteurs précédents. L'herbier d'*Halophila decipiens* produisant une matière organique partiellement réfractaire les peuplements benthiques devraient être moins développés que ceux de l'autre station (33) : or, même en ne tenant pas compte du surplus représenté par les suspensivores, la biomasse reste deux fois plus élevée dans l'herbier (53) — ce qui s'explique par la présence des gastéropodes et bivalves qui ont des biomasses individuelles fortes — et les densités sont équivalentes. La différence ne se situe pas non plus au niveau du compartiment bactérien, qui est équivalent dans les deux cas, en termes de production et abondance. L'hypothèse émise pour expliquer ce paradoxe est basée sur le développement de l'endofaune. Les *Halophila decipiens* (53) ont un réseau racinaire très développé qui assure une hétérogénéité spatiale forte et favorisant l'accroissement (biomasse et densité) de l'endofaune, alors que les *Halimeda* spp. n'ont qu'un pivot rhizoïdal qui ne produit pas le même résultat et favorise uniquement l'épifaune. Dans ce cas de figure, l'épifaune est soumise à une forte pression par prédation (due aux poissons) qui limite la croissance de la biomasse. La localisation des macrophytes est limitée aux stations les plus profondes (transitions ou surtout chenaux) car elles sont sensibles aux actions hydrodynamiques qui agissent en tant qu'éléments perturbateurs négatifs (Hily *et al.*, 1992).

Certains de ces aspects contribuent aussi à la présence d'une faune totalement inféodée aux algues ou phanérogames et non plus au sédiment. Ainsi Naim (1980) a montré que l'essentiel de cette faune associée est représenté par des annélides polychètes, des gastéropodes prosobranches et des crustacés. Les densités de polychètes atteignent 30 ind./m² de recouvrement algal sur le récif frangeant à 150 ind./m² sur le platier interne (Naim et Amoureux, 1982 ; tamis de 0.5 mm). Par la méthode d'échantillonnage adoptée dans notre travail, la faune inféodée aux algues est comptabilisée au même titre que l'endofaune ou l'épifaune des sédiments. Cependant les densités fournies permettent de relativiser le rôle de cette faune associée aux structures érigées des algues ou

des phanérogames. Par conséquent, il est possible de privilégier le rôle des structures endogées (racines et rhizoïdes) dans les pics de biomasse et densité du macrobenthos et plus particulièrement de l'endofaune.

5.4.5. Rôle des saisons dans la perception des perturbations anthropiques

Nous avons montré l'absence d'effets saisonniers sur les principales variables relatives à la grande macrofaune et les variables environnementales, comme cela est généralement le cas pour les études de macrofaune réalisées en milieu tropical. D'autre part, cette étude montre que les effets des perturbations naturelles ne sont détectables qu'en l'absence de perturbations anthropiques (ainsi la zone de Mahaena est soumise aux apports terrigènes naturels). Au-delà d'un certain seuil, seules les perturbations anthropiques sont décelables, sans qu'il soit possible de distinguer aucun effet naturel, à plus forte raison si les deux types d'effets agissent en synergie (Hatcher *et al.*, 1989 ; Rogers, 1993). Or, ces effets anthropiques par leur mode « stress » sont souvent indépendants de toute activité saisonnière. La variabilité saisonnière des éléments de l'étude est ainsi dominée par le caractère continu du facteur anthropique. Dans ces conditions de perturbation anthropique, il est alors possible de considérer les effets saisonniers comme négligeables, au niveau de la macrofaune benthique. Ferraro *et al.* (1991) mettent en évidence que les événements naturels peuvent être des processus régénérants ou dégénérants qui conduisent, selon les cas, à sous-estimer ou surestimer les effets des pollutions, pour des études à court-terme. Ils préconisent donc le long-terme pour distinguer les deux types de perturbations. Les événements catastrophiques naturels (cyclones notamment) étant exclus. Il faut cependant garder à l'esprit que des investigations sur les effets saisonniers devraient se poursuivre sur plusieurs années et selon un protocole spécialisé pour valider ce résultat concernant le benthos tahitien.

5.4.6. Limitation de la disponibilité nutritive

L'importance de l'aspect qualitatif et quantitatif du bactériobenthos, qui représente l'élément clé des écosystèmes benthiques, a déjà été appréhendée dans la partie traitant des peuplements bactériens. Cette analyse a mis en évidence les effets d'un manque de disponibilité nutritive. La conséquence de ce phénomène est que l'apport de matière nutritive exogène (apports terrigènes) supprime cette contrainte environnementale et permet le développement bactérien. Il est possible que ce schéma de fonctionnement s'applique à tous les autres compartiments benthiques et plusieurs éléments viennent conforter cette position.

La littérature sur les écosystèmes tropicaux a souvent traité ce thème de limitation nutritive : les avis peuvent diverger. Ainsi, Edgar (1993) montre (pour les milieux tropicaux mais aussi tempérés) que les communautés d'herbivores de l'épifaune sont plus limitées par le manque de ressources nutritives que par la prédation ou les perturbations environnementales. Long et Poiner (1994) expliquent la faible taille de la macrofaune du golfe de Carpentaria par une limitation de ressource nutritive pour la macrofaune de plus de 1 mm. Alongi et Christoffersen (1992) trouvent l'endofaune des lagons peu profonds de la Grande Barrière et proches de la côte limitée par la disponibilité nutritive (azote). En revanche, Riddle *et al.* (1990) concluent que la disponibilité nutritive est moins limitante que les perturbations biogéniques, dans des lagons de la Grande Barrière. De même, Grigg *et al.* (1984) ont pu montrer à travers le modèle ECOPATH que les récifs coralliens sont plus limités par leurs taux métaboliques que par la faible concentration de nutriments. Les effets des perturbations anthropiques apparaissent dans cette étude comme un révélateur de la limitation nutritive des communautés benthiques : l'accroissement des variables S, A, et B le long du gradient d'anthropisation (Figure 53) montre d'une part, que la capacité biotique du système n'est pas à son maximum en conditions non perturbées et d'autre part, que les apports particuliers favorisent cette triple croissance. La zone d'Outumaoro qui est au centre du gradient affiche globalement les plus fortes valeurs d'abondance, biomasse et richesse taxonomique. La

zone de Mahaena, moins enrichie et la zone du Port, très enrichie, ont des valeurs plus faibles, de part et d'autre du gradient. Nous avons noté que l'herbier de Mahaena (53) avec près de 8.5 % de matière organique dans les sédiments compte aussi parmi les stations les plus développées sur le plan de la macrofaune. La limitation nutritive semble donc la principale contrainte sur le développement pondéral ou spécifique des milieux benthiques non perturbés.

De façon plus détaillée, le schéma de fonctionnement des récifs frangeants des zones moyennement enrichies (11 ou 31) illustre un des modes de dépassement de la limitation nutritive. Il a été démontré que l'essentiel du flux terrigène, riche en éléments nutritifs naturels et anthropiques, passe sur ces récifs frangeants sans provoquer de fortes sédimentations en éléments fins divers. Parallèlement, des populations de Chaetopteridae se sont développées pour capter ce flux au niveau de la colonne d'eau et bénéficier de sa charge nutritive, qui se retrouve directement exploitée. Une nouvelle voie énergétique liant la colonne d'eau et le benthos est ainsi établie. La matière nutritive ainsi captée devient disponible pour le reste des communautés au travers de la biomasse vivante que constitue les individus, qui est alors accessible aux prédateurs ou aux nécrophages, mais aussi au travers des fèces produits par ces polychètes (revue *in* Rhoads et Young, 1970) qui peuvent être exploités par divers éléments trophiques (bactériobenthos et dépositivores). Les stations de platier interne (type 4), isolées de ces flux terrigènes, ne montrent pas des valeurs SAB aussi développées : seule la station 14 soumise à quelque influence terrigène faible se démarque (Figure 46). Les stations de platier interne sont donc occupées par des communautés benthiques peu perturbées et limitées par la disponibilité nutritive. A l'inverse, un excès organique provoque aussi une diminution des variables SAB (station du Port).

Les apports exogènes sont importants pour l'écosystème benthique puisqu'il lui permettent de dépasser la limite fixée par la disponibilité nutritive naturelle. Ce mode de fonctionnement est répandu dans la plupart des écosystèmes côtiers tropicaux. Chardy et Clavier (1988a) constatent que les communautés benthiques des fonds de vase ou de sable gris de Nouvelle-Calédonie, proches de la côte, bénéficient de l'essentiel du flux d'énergie entre la colonne d'eau et le benthos ; sur un plan plus général, Alongi, dans sa revue de 1990, signale que les communautés en eaux peu profondes dépendent d'apports nutritifs des estuaires.

5.5. QUELLES HYPOTHÈSES DE FONCTIONNEMENT S'APPLIQUENT A CET ÉCOSYSTÈME TROPICAL ?

L'étude des systèmes benthiques, telle qu'elle a été réalisée, permet de discuter de la validité des principales hypothèses sur le fonctionnement des écosystèmes, abordées dans le premier chapitre (« Considérations sur les écosystèmes et leurs perturbations »).

La structure des communautés apparaît régie par diverses modalités, variant selon le sous-système étudié. Dans la plupart des stations et surtout celles qui sont dans la zone de Paea (zone 4) ou au niveau du platier interne — stations non perturbées — la forte diversité traduite par des diagrammes rang-fréquence caractéristiques de systèmes structurés et par l'absence d'espèces fortement dominantes, la forte représentation des carnivores et la faible biomasse individuelle, suggèrent que les communautés de ce type de milieu sont contrôlées par la prédation (« predation hypothesis »). En revanche, dans les stations enrichies, surtout dans les chenaux (type 3), la baisse de la diversité, la simplification du schéma trophique (dominance des dépositivores) avec apparition d'espèces dominantes (*Dasybranchus* sp.1), favorisent une régulation des communautés par la compétition ; cependant dans le cas de ces stations la diversité décroît. L'hypothèse adoptée est la suivante : dans les systèmes non perturbés de Tahiti, la diversité est maintenue élevée par des relations de prédation.

Quand des perturbations, consistant essentiellement en apports terrigènes, affectent ce milieu elles provoquent une modification de la structure des communautés traduite par le schéma SAB de la section précédente. Dans ce cas cependant, la présence encore marquée des prédateurs (CAR) montre que le système a une forte inertie (voir premier chapitre) ; l'absence de stade azoïque dans les sédiments du Port contenant plus de 12 % de matière organique conforte ce raisonnement. Entre les extrêmes du schéma les trois variables atteignent leur apogée. Sous l'influence de perturbations intermédiaires, l'écosystème connaît donc un accroissement général, notamment de sa diversité. Cette situation correspond à l'hypothèse « intermediate disturbance ».

D'autre part, les apports se traduisent par une augmentation de la richesse, plutôt que par une augmentation de la biomasse individuelle moyenne ou de l'abondance d'une ou de quelques espèces : il s'agit alors d'une diversification des niches, qui correspond au modèle d'équilibre. Parallèlement, un manque de disponibilité nutritive ou un excès particulier conduisent à la disparition de nombreuses espèces. Ceci confirme la diversification des niches et la forte spécialisation des populations qui ne sont adaptées qu'à un spectre étroit de conditions environnementales, notamment sur le plan trophique. Ainsi, les sédiments du lagon de Tahiti ont un nombre de niches limité par le manque de disponibilité nutritive : l'enrichissement lève cette inhibition écologique. Cette caractéristique s'oppose aux résultats généralement exposés à propos des substrats durs connus pour leur extrême diversification de niches (en l'absence de perturbations anthropiques). Le fonctionnement de ces deux types de systèmes semble diverger.

Les modalités de la succession des communautés sont difficilement vérifiées pour les études à court terme. En ce qui concerne les mécanismes facilitation, tolérance ou inhibition, Hily et Glémarec (1990) pensent qu'ils agissent à différentes étapes d'une même succession, de façon répétitive. L'analyse montre l'action de facilitation réalisée par les Chaetopteridae qui permettent l'entrée de matière nutritive dans le système benthique. Il est aussi possible de voir en l'amensalisme créé par les dépositivores Capitellidae des chenaux enrichis une action d'inhibition. Cependant les relations entre ces divers mécanismes ne peuvent être réalisées sans faire une recherche à plus long-terme. La capacité de récupération du système ou inertie n'a pu être abordée, d'une part à cause de la durée de l'étude et d'autre part, parce que les zones étudiées sont soumises à des perturbations croissantes depuis quelques décennies.

Les hypothèses principales présentées en introduction ne sont donc pas exclusives. L'effet des perturbations de type « pulse » (effets naturels catastrophiques) n'est pas intégré dans cette

étude et sa mise en évidence demande une étude plus spécialisée. Cette vision partielle, puisque localisée dans le temps et à un certain type de perturbation, apporte quelques informations supplémentaires au débat « équilibre » ou « non-équilibre » face aux perturbations pour cet écosystème tropical, sans qu'aucune des deux tendances ne l'emporte.

Hors de ces considérations fondamentales, cette étude permet un bilan des perturbations de l'écosystème benthique de l'île de Tahiti. En ce qui concerne le benthos de substrat meuble, les résultats acquis distinguent diverses intensités de perturbation de l'écosystème. Les zones soumises aux activités anthropiques faibles, c'est-à-dire à caractère résidentiel (habitations et hôtels) et montrant des densités de population faibles à moyennes, sont peu affectées ou connaissent une complexification de la structure communautaire sous l'effet des apports nutritifs : c'est le cas des zones de Paea et Outumaoro. D'un point de vue anthropomorphique, le stress exercé a un effet positif. Les zones subissant des activités plus marquées, c'est-à-dire à caractère industriel ou montrant de fortes densités humaines, présentent en revanche une diminution de la richesse et de la complexité des peuplements : les zones concernées sont celles d'Arue et du port. Dans ce cas l'effet anthropique peut être considéré comme négatif, par une vision anthropomorphique. L'isolement par rapport aux influences terrigènes modifie les caractéristiques générales d'un site. Ainsi, par un tel isolement, la station 12 de la zone perturbée d'Arue apparaît plus riche et plus diversifiée que la station sœur 15. Le port de Papeete correspond au stade extrême actuellement enregistré sur l'île de Tahiti. L'exemple de ports tempérés, ayant des sédiments azoïques liés à des concentrations en particules fines, matière organique et autres polluants analogues à celles du port de Papeete, laisse présager de l'évolution des peuplements de la zone portuaire si l'activité régulatrice de la bioturbation se trouve dépassée par les conditions de pollution.

Il faut noter que ces résultats sur les perturbations de l'écosystème benthique de l'île de Tahiti, issus d'une analyse écologique, ne présentent pas de la salubrité du milieu vis-à-vis des populations humaines.

CONCLUSION

CONCLUSION

Le premier objectif défini dans le chapitre introductif visait à décrire l'écosystème benthique de Tahiti. Les cinq sous-systèmes abordés ont révélé des configurations écologiques différentes. La description a pu être détaillée pour les principaux taxons : les mollusques, identifiés jusqu'à l'espèce, et les polychètes (espèces numérotées). Cette étude est la première à réaliser une analyse aussi complète des communautés benthiques de l'île de Tahiti, surtout en ce qui concerne le groupe des annélides polychètes. Des connaissances nouvelles ont pu être acquises sur la diversité de ces systèmes, sur les caractéristiques des milieux perturbés et non perturbés ou même sur des espèces non décrites en Polynésie française.

Le deuxième objectif, qui visait à estimer la variabilité saisonnière des structures communautaires, a été plus délicat à traiter. Sur la période étudiée aucune variation significative n'a été démontrée. Cette étude menée à court terme a permis de travailler sur des moyennes annuelles, ce qui réduit la variabilité des données. L'organisation spatiale de l'échantillonnage, prenant en compte des zones affectées par les perturbations à des intensités différentes, a permis d'identifier les successions temporelles de communautés.

Le troisième objectif consistait à identifier la présence de perturbations anthropiques dans l'écosystème benthique de Tahiti. Il est apparu que la ceinture peuplée est soumise à des impacts anthropiques, essentiellement répercutés sur le système par les apports terrigènes. Il a cependant été possible de montrer que la zone de référence non anthropisée est sensible aux apports terrigènes naturels qui sont une source de perturbation. Au contraire, une zone de la ceinture peuplée (zone 4, Paea) a révélé une quasi absence de perturbation : ceci étant partiellement expliqué par sa structure géomorphologique particulière.

Le quatrième objectif, estimation de l'intensité des perturbations, a été réalisé par la synthèse d'un gradient de perturbation intégrant diverses variables environnementales et relatives à la faune ainsi que des connaissances de l'anthropisation du littoral. La comparaison avec des systèmes tempérés pollués, bien que délicate, a permis de constater des différences dans les réactions face aux conditions croissantes d'enrichissement. L'absence de stade pollué maximal (azoïque) rend difficile la comparaison avec le schéma de Pearson et Rosenberg (1978) mais permet aussi de montrer que, dans des conditions d'enrichissement similaires, les milieux tropicaux résistent mieux à la phase extrême de l'eutrophisation qui est la disparition des populations : notamment grâce à la présence de certaines espèces remaniant fortement les sédiments (*Callianassa* spp. et *Alpheus* spp.) et assurant ainsi un contrôle biologique du milieu. La réaction générale face à l'enrichissement reste une évolution en deux temps des variables richesse, abondance et biomasse : une augmentation précède une chute régulière vers des valeurs faibles.

Enfin la mise au point d'un outil méthodologique, cinquième objectif, a été possible : sa généralisation à d'autres écosystèmes insulaires est envisageable. Il intègre divers niveaux d'information : espèce indicatrice, groupe trophique et caractéristiques sédimentaires. Il pourrait être intéressant de l'intégrer aux méthodes utilisées dans le Réseau territorial d'observation présenté en introduction, afin de gérer les perturbations des lagons.

Les autres compartiments (méiofaune, benthos de substrat dur, pélagos) n'ont pas été étudiés et il est difficile de dire si leur étude aurait conduit aux mêmes conclusions. Pourtant, Warwick (1993) estime qu'il est possible que les composants biotiques, montrent une organisation similaire face à la pollution. Les coraux, formes sessiles, parfois utilisés pour rendre compte des pollutions ou perturbations diverses (revue de Grigg et Dollar, 1990). Dans le cas de cet écosystème, ils n'apparaissent essentiellement représentés qu'au niveau du platier interne, structure

éloignée du rivage et peu soumise aux perturbations anthropiques. Il est probable que leur rôle en tant qu'indicateur d'enrichissement soit réduit dans les systèmes benthiques de Tahiti.

Le développement économique des îles induit, entre autres, une pression anthropique grandissante qui nécessite une approche scientifique pour assurer une meilleure gestion et préservation des ressources et de l'environnement. Cette étude démontre à la fois le manque de connaissances sur les milieux lagunaires de Polynésie et aussi la pertinence de tels travaux pour obtenir des outils à valeur économique et scientifique. Sur le plan de la recherche fondamentale, il apparaît que peu de sujets généraux sur les écosystèmes créent un consensus et qu'une longue série d'hypothèses, parfois contradictoires mais souvent synergiques, naissent régulièrement. Le manque de connaissances sur les écosystèmes tropicaux s'est donc avéré tant au niveau de la réflexion générale sur les écosystèmes que sur des mécanismes plus spécialisés. Les connaissances sur l'hydrodynamisme des lagons et des rivières, sur la taxonomie ou encore sur les fonctions écologiques des espèces se sont révélées insuffisantes et nécessiteraient d'être développées à l'avenir. La production benthique partiellement abordée devrait aussi permettre de mieux comprendre le fonctionnement global des communautés. Finalement, l'île Tahiti apparaît comme un bon site modèle pour comprendre les effets terrigènes sur un écosystème lagunaire puisque les perturbations y sont marquées et associées à une faible étendue lagunaire.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADJEROUD, M., CADORET, L., 1994. Zone portuaire de Papeete. Peuplements benthiques et ichtyologiques. Situation en 1994. Proposition de suivi écologique. 48 p.
- ALONGI, D.M., 1988. Detritus in coral reef ecosystems: fluxes and rates. *Proc. Sixth Int. Coral Reef Symp.*, Australia, 1 : 29-35.
- ALONGI, D.M., 1989. The role of soft-bottom benthic communities in tropical mangroves and coral reef ecosystems. *CRC Critical Review in Aquatic Science*, CRC Press, Inc., 1 : 243-280.
- ALONGI, D.M., 1990. The ecology of tropical soft-bottom benthic ecosystems. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 28 : 381-496.
- ALONGI, D.M., 1991. The role of intertidal mudbanks in the diagenesis and export of dissolved and particulate materials from the Fly Delta, Papua New Guinea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 149 : 81-107.
- ALONGI, D.M., 1992. Vertical profiles of bacterial abundance, productivity and growth rates in coastal sediments of the central Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 112 : 657-663.
- ALONGI, D.M., 1994. The role of bacteria in nutrient recycling in tropical mangrove and other coastal benthic ecosystems. *Hydrobiologia*, 285 (1-3) : 19-32.
- ALONGI, D.M., CHRISTOFFERSEN, P., 1992. Benthic infauna and organism-sediment relations in a shallow, tropical coastal area: influence of outwelled mangrove detritus and physical disturbance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 81 : 229-245.
- ANONYME, 1979. Vents, cyclones, houles en Polynésie française. *C.E.P. Aviat. Civ., Serv. Météorol.*, 45 p.
- ANSELL, A.D., SIVADAS, P., NARAYANAN, B., SANKARANARAYANAN, V.N., TREVALLION, A., 1972. The ecology of two sandy beaches in South west India. I. Seasonal changes in physical and chemical factors, and in the macrofauna. *Mar. Biol.*, 17 : 38-62.
- AUGEREAU, J.F., LE HIR, P., 1996. La direction du CNRS veut privilégier la recherche socio-économique. *Le monde*, mardi 26 octobre, p. 6.
- BÅGANDER, L.E., NIEMISTÖ, L., 1978. An evaluation of the use of redox measurements for characterizing recent sediments. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 6 : 127-134.
- BARD, E., HAMELIN, B., ARNOLD, M., MONTAGGIONI, L.F., CABIOCH G., FAURE, G., ROUGERIE F., 1996. Deglacial sea level from Tahiti corals and the timing of global meltwater discharge. *Nature*, 382 (6588) : 241-244.
- BARON, J., CLAVIER, C., THOMASSIN, B.A., 1993. Structure and temporal fluctuations of two intertidal seagrass-bed communities in New Caledonia (SW Pacific Ocean). *Mar. Biol.*, 117 : 139-144.
- BATTISTINI, R., BOURROUILH, F., CHEVALIER, J., COUDRAY, J., DENIZOT, M., FAURE, G., FISHER, J., GUILCHER, A., HARMELIN-VIVIEN, M., JAUBERT, J., LABOREL,

- J., MONTAGGIONI, L., MASSE, J., MAUGE, L., PEYROT-CLAUSADE, M., PICHON, M., PLANTE, R., PLAZIAT, J., PLESSIS, Y.B., RICHARD, G., SALVAT, B., THOMASSIN, B.A., VASSEUR, P., WEYDERT, P., 1975. Eléments de terminologie récifale indopacifique. *Thetys*, 7 : 1-111.
- BELL, P.R.F., GABRIC, A.J., 1991. Must GBR pollution become chronic before management reacts? *Search*, 22 : 117-119.
- BELLAN, G., 1980. Relationship of pollution to rocky substratum of polychaetes on the French Mediterranean coast. *Mar. Poll. Bull.*, 11 : 318-321.
- BELLAN, G., BELLAN-SANTINI, D., PICARD, J., 1980. Mise en évidence de modèles bio-écologiques dans des zones soumises à perturbations par matières organiques. *Oceanol. Acta*, 3 : 383-390.
- BIANCHI, A., MASSE, H., 1974. Etude comparée des variations quantitatives de la teneur en matière organique et de la macrofaune de quelques substrats meubles infralittoraux de Méditerranée nord-occidentale. *Thetys*, 6 : 657-666.
- BLAY, J., 1995. Food and feeding habits of four species of juvenile mullet (Mugilidae) in a tidal lagoon in Ghana. *J. Fish Biol.*, 46 (1) : 134-141.
- BLOMQVIST, S., 1991. Quantitative sampling of soft-bottom sediments: problems and solutions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 72 : 295-304.
- BOURDELIN, F., 1994. Biologie et écophysiologie de deux populations de *Modiolus auriculatus* (Mytilidae) de Tahiti : application à l'étude des pollutions chimiques. *Thèse doc. nouv. reg.*, Univ. Pacifique, 264 p.
- BREY, T., 1991. The relative significance of biological and physical disturbance: an example from intertidal and subtidal sandy bottom communities. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 33 : 339-360.
- BUAT, P., 1996. Importance et rôle de la méiofaune dans le cycle de la matière et de l'énergie des lagons d'atoll. *Thèse doc. nouv. reg.*, Univ. Pacifique, 201 p.
- CHANCERELLE, Y., DELESALLE, B., 1994. Environnement marin côtier de la Papenoo (Tahiti) en 1994. *RA* 56, 153 p.
- CHARDY, P., CLAVIER, J., 1988a. Biomass and trophic structure of the macrobenthos in the south-west lagoon of New Caledonia. *Mar. Biol.*, 99 : 195-202.
- CHARDY, P., CLAVIER, J., 1988b. An attempt to estimate the carbon budget for the south west lagoon of New-Caledonia. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium*, Australia, 2 : 541-544.
- CHARDY, P., GERARD, P., MARTIN, A., CLAVIER, J., LABOUTE, P., RICHER DE FORGES, B., 1987. Etude quantitative du benthos dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. Liste taxonomique, densités et biomasses. *Rapports scientifiques et techniques - Biologie Marine* - ORSTOM (ed.), 44 : 81 p.
- CHARPY, L., CHARPY-ROUBAUD, C.J., 1990. Trophic structure and productivity of the lagoonal communities of Tikehau atoll (Tuamotu archipelago, French Polynesia). *Hydrobiol.*, 207 : 43-52.

- CHEVILLON, C., 1990. Biosédimentologie du grand lagon nord de la Nouvelle-Calédonie. *Thèse doct. nouv. reg.*, Univ. Aix-Marseille II, 255 p.
- CHEVILLON, C., 1996. Skeletal composition of modern lagoon sediments in New Caledonia: coral, a minor constituent. *Coral reefs*, 15 : 199-207.
- CLAVIER, J., BOUCHER, G., GARRIGUE, C., 1994. Benthic respiratory and photosynthetic quotients in a tropical lagoon. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 317 : 937-942.
- CLAVIER, J., CHARDY, P., CHEVILLON, C., 1995. Sedimentation of particulate matter in the south-west lagoon of New Caledonia: spatial and temporal patterns. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, 40 : 281-294.
- CONNELL, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199 : 1 302-1 310.
- CONNELL, J.H., SLATYER, R.O., 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.*, 111 : 1 119-1 144.
- CURRAS, A., SANCHEZ-MATA, A., MORA, J., 1994. Estudio comparativo de la macrofauna bentonica de un fondo de *Zostera marina* y un fondo arenoso libre de cubierta vegetal. *Cah. Biol. Mar.*, 35(1) : 91-112.
- DAVIS, W.R., 1993. The role of bioturbation in sediment resuspension and its interaction with physical shearing. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 171 (2) : 187-200.
- DEXTER, D.M., 1979. Community structure and seasonal variation in intertidal panamian sandy beaches. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 9 : 543-558.
- DEXTER, D.M., 1984. Temporal and spatial variability in the community structure of the fauna of four sandy beaches in south-eastern New South Wales. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 35 : 663-672.
- DEXTER, D.M., 1989. The sandy beach fauna of Egypt. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 29 : 261-271.
- DIAZ, R.J., 1992. Ecosystem assessment using estuarine and marine benthic community structure. In: G.A. Burton jr. (eds). *Sediment toxicity assessment*. Lewis Publishers inc., 67-84.
- DIAZ, R.J., CUTTER, G.R., RHOADS, D.C., 1994. The importance of bioturbation to continental slope sediment structure and benthic processes off Cape Hatteras, North Carolina. *Deep Sea Research Part II - Topical Studies in Oceanography*, 41 (4-6) : 719-734.
- DRAKE, J.A., 1990. Communities as assembled structure: do rules govern pattern? *Trends Ecol. Evol.*, 5 : 159-164.
- DRISCOLL, E.G., 1975. Sediment-animal-water interaction, Buzzards Bay, Massachussets. *J. Mar. Res.*, 33 : 275-302.
- DUCKLOW, H.W., 1990. The biomass, production and fate of bacteria in coral reefs. In : *Ecosystems of the world*. Dubinsky Z. (ed.) Elsevier, Amsterdam.
- ECKMAN, J.E., 1983. Hydrodynamic processes affecting benthic recruitment. *Limnol. Oceanogr.*, 28 (2) : 241-257.
- EDGAR, G.J., 1990. The use of the size structure of benthic macrofaunal communities to estimate faunal biomass and secondary production. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 137 : 195-214.

- EDGAR, G.J., 1993. Estimates of the carrying capacity of benthic habitats using a metabolic-rate based index. *Oecologia*, 95 : 115-121.
- ELIAS, R., BREMEC, C.S., 1994. Biomonitoring of water quality using benthic communities in Blanca Bay (Argentina). *Science of the Total Environment*, 158 (1-3) : 45-49.
- ELLIOTT, J.M., DECAMPS, H., 1973. Guide pour l'analyse statistique des échantillons d'invertébrés benthiques. *Annls. Limnol.*, 9 (2) : 79-120.
- ENGLE, V.D., SUMMERS, J.K., GASTON, G.R., 1994. A benthic index of environmental condition of Gulf of Mexico estuaries. *Estuaries*, 17 (2) : 372-384.
- EPSTEIN, S.S., ROSSEL, J., 1995. Enumeration of sandy sediment bacteria : Search for optimal protocol. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 117 (1-3) : 289-298.
- EVERETT, R.A., 1993. Macroalgae in marine soft-sediment communities: effects on benthic faunal assemblages. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 175 : 253-274.
- FAUCHALD, K., JUMARS, P., 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 17 : 193-284.
- FENCHEL, T.M., 1969. The ecology of marine microbenthos. IV. Structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the ciliated protozoa. *Ophelia*, 6 : 1-182.
- FENCHEL, T.M., RIEDL, R.J., 1970. The sulfide system: a new biotic community underneath the oxidized layer of marine sand bottoms. *Mar. Biol.*, 7 : 255-268.
- FERRARO, S.P., COLE, F.A., 1992. Taxonomic level sufficient for assessing a moderate impact on macrobenthic communities in Puget Sound, Washington, USA. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49 : 1 184-1 188.
- FERRARO, S.P., COLE, F.A., 1990. Taxonomic level sufficient for assessing pollution impacts on the Southern California bight macrobenthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 672 : 51-262.
- FERRARO, S.P., COLE, F.A., 1995. Taxonomic level sufficient for assessing pollution impacts on the Southern California bight macrobenthos - Revisited. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 14 (6) : 1 031-1 040.
- FERRARO, S.P., SWARTZ, R.C., COLE, F.A., DEBEN, W.A., 1994. Optimum macrobenthic sampling protocol for detecting pollution impacts in the southern California Bight. *Environmental Monitoring and Assessment*, 29 (2) : 127-153.
- FERRARO, S.P., SWARTZ, R.C., COLE, F.A., SCHULTS, D.W., 1991. Temporal changes in the benthos along a pollution gradient : discriminating the effects of natural phenomena from sewage-industrial wastewater effects. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 33 : 383-407.
- FERRY, L., 1988. Contribution à l'étude des régimes hydrologiques de l'île de Tahiti. *Thèse doc.*, Univ. Paris XI, 180 p.
- FITZHUGH, G.R., FLEEGER, J.W., 1985. Goby (Pisces: Gobiidae) interactions with meiofauna and small macrofauna. *Bull. Mar. Sci.*, 36 : 436-444.
- FOLK, R.L., WARD, N.C., 1957. Brazos River Bar: a study of the significance of grain size parameters. *J. Sedim. Petrol.*, 27 : 3-26.

- FORSTER, S., GRAF, G., 1992. Continuously measured changes in redox potential influenced by oxygen penetrating from burrows of *Callianassa subterranea*. *Hydrobiol.*, 235/236 : 527-532.
- FORSTER, S., GRAF, G., KITLAR, J., POWILLEIT, M., 1995. Effects of bioturbation in oxic and hypoxic conditions : A microcosm experiment with a North Sea sediment community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 116 (1-3) : 153-161.
- FOUQUET, O., 1995. Importance du bactériobenthos dans les fonds meubles du lagon de Tahiti. *D.E.A.*, Univ. Pacifique, 40 p.
- FRONTIER, S., 1976. Utilisation des diagrammes rang-fréquence dans l'analyse des écosystèmes. *J. Rech. Océanogr.*, 1 : 35-48.
- FRONTIER, S., 1983. *Stratégies d'échantillonnage en écologie*. Masson (ed.). 494 p.
- FRONTIER, S., PICHOD-VIALE, D., 1993. *Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution*. *Coll. écologie* 21. (2e ed.). Masson, Paris, 448 p.
- FROUIN, P., 1992. Activité de bioturbation de la macrofaune et son rôle dans la transformation de la matière organique particulaire à l'interface eau-sédiment. *D.E.A.*, Univ. Pacifique, 50 p.
- FROUIN, P., HILY, C., HUTCHINGS, P., soumis. Adaptive behaviour of spionid polychaetes living in the swash zone of exposed beaches in Tahiti island (French Polynesia). *Mar. Biol.*
- GERINO, M., 1990. The effect of bioturbation on particle redistribution in Mediterranean coastal sediment. Preliminary results. *Hydrobiol.* 207: 251-258.
- GERINO, M., 1990. The effect of bioturbation on particle redistribution in Mediterranean coastal sediment. Preliminary results. *Hydrobiol.*, 207 : 251-258.
- GERINO, M., 1992. Etude expérimentale de la bioturbation en milieux littoral et profond : quantification des structures de bioturbation et modélisation du remaniement biologique du sédiment. *Thèse doc.*, Univ. Aix-Marseille, 196 p.
- GLEASON, M.G., 1993. Effects of disturbance on coral communities - Bleaching in Moorea, French-Polynesia. *Coral Reefs*, 12 (3-4) : 193-201.
- GOUT, B., 1991. Influence des apports terrigènes dans les écosystèmes lagunaires de Mayotte et de Nouvelle Calédonie (Province Indopacifique). Impact sur les peuplements benthiques. *Thèse doc.*, Univ. Montpellier II, 251 p.
- GRASSLE, J.F., 1973. Variety in coral reef communities. In: O.A. Jones & R. Dean (eds), *Biology and geology of coral reefs*, 2. *Biology*. Academic Press, 247-270.
- GRIGG, R.W., 1983. Community structure, succession and development of coral reefs in Hawaii. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 11 : 1-14.
- GRIGG, R.W., DOLLAR, S.J., 1990. Natural and anthropogenic disturbance on coral reefs. In: Z. Dubinsky - Elsevier (eds). *Ecosystems of the world: coral reefs*, 25 : 439-452.
- GRIGG, R.W., POLOVINA, J.J., ATKINSON, M.J., 1984. Model of a coral reef ecosystem. III. Resource limitation, community regulation, fisheries yield and resource management. *Coral Reefs*, 3 : 23-27.

- HANSEN, J.A., ALONGI, D.M., MORIARTY, D.J.W., POLLARD, P.C., 1987. The dynamics of benthic microbial communities at Davies Reef, central Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 6 : 63-70.
- HANSEN, J.A., KLUMP, D.W., ALONGI, D.M., DAYTON, P.K., RIDDLE, M.J., 1992. Detrital pathways in a coral reef lagoon. Detritus deposition, benthic microbial biomass and production. *Mar. Biol.*, 113 : 363-372.
- HARMELIN-VIVIEN, M., LABOUTE, P., 1986. Catastrophic impact of hurricanes on atoll outer reef slopes in the Tuamotu (French Polynesia). *Coral Reefs*, 5 : 55-62.
- HARRIS, P., FICHEZ, R., 1995. Observations et mécanismes de la crise dystrophique de 1994 dans le lagon de l'atoll d'Hikueru (archipel des Tuamotu, Polynésie française). *Notes et Doc. Océanogr.*, ORSTOM, 25 p.
- HATCHER, B.G., JOHANNES, R.E., ROBERTSON, A.I., 1989. Review of research relevant to the conservation of shallow tropical marine ecosystems. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 27 : 337-414.
- HEIP, C., 1995. Eutrophication and zoobenthos dynamics. *Ophelia*, 41 : 113-136.
- HILY, C., 1984. Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hypertrophiques de la rade de Brest. *Thèse Etat*, Univ. Bretagne Occ., Vol. I. 360 p.
- HILY, C., 1985. Ecologie de la macrofaune benthique dans les sédiments du port de Brest pollués par la matière organique. *Oceanis*, 11 : 263-276.
- HILY, C., GLEMAREC, M., 1990. Dynamique successionnelle des peuplements de fonds meubles au large de la Bretagne. *Oceanol. Acta*, 13 : 107-115.
- HILY, C., POTIN, P., FLOC'H, J.-Y., 1992. Structure of subtidal algal assemblages on soft-bottom sediments: fauna/flora interactions and role of disturbances in the Bay of Brest, France. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 85 : 115-130.
- HOBBIE, J.E., DALEY, R.J., JASPER, S., 1976. Use of Nuclepore for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. Environ Microbiol.*, 33 : 1 225-1 228.
- HOLME, N.A., MC INTYRE, A.D., 1984. *Methods for the study of marine benthos*. IBP Handbook. (16), 2d ed. Blackwell Scientific Publications. 387 p.
- HOLM-HANSEN, O., LØRENZEN, C.J., HOLMES, R.W., STRICKLAND, J.D.H., 1965. Fluorometric determination of chlorophyll. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 30 : 3-15.
- HUGHES, T.P., 1989. Community structure and diversity of coral reefs. *Ecology*, 70 : 275-279.
- HUTCHINGS, P.A., 1983. A preliminary report on the spatial and temporal patterns of polychaete recruitment on the Great Barrier Reef. *Proc. 1st. Int. Polychaete Conf.*, Sydney, 227-237.
- HUTCHINGS, P.A., MURRAY, A., 1982. Patterns of recruitment of polychaetes to coral substrates at Lizard Island, Great Barrier Reef. An experimental approach. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 33 : 1029-1037.
- HUTCHINGS, P., PAYRI, C., GABRIE, C., 1994. The current status of coral reef management in French Polynesia. *Mar. Poll. Bull.*, 29 (1-3) : 26-33.

- JAMES, R.J., SMITH, M.P. L., FAIRWEATHER, P.G., 1995. Sieve mesh size and taxonomic resolution needed to describe natural spatial variation of marine macrofauna. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 118 (1-3) : 187-198.
- JEFFREY, S.W., HUMPHREY, G.F., 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pflanz.*, 167 : 191-194.
- JOHNSTONE, R.W., KOOP, K., LARKUM, A.W.D., 1990. Physical aspects of coral reef lagoon sediments in relation to detritus processing and primary production. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 66 : 273-283.
- JOKIEL, P.L., HUNTER, C.L., TAGUCHI, S., WATARAI, L., 1993. Ecological impact of a freshwater reef kill in Kaneohe Bay, Oahu, Hawaii. *Coral Reefs*, 12 (3-4) : 177-184.
- JUMARS, P.A., NOWELL, A.R.M., 1984. Fluid and sediment dynamic effects on marine benthic community structure. *Am. Zool.*, 24 : 45-55.
- KAPLAN, L.A., BOTT, T.L., BIELICKI, J.K., 1992. Assessment of 3H-Thymidine Incorporation into DNA as a Method to Determine Bacterial Productivity in Stream Bed Sediments. *Appl. Environ. Microbiol.*, 58 : 3 614-3 621.
- KARLSON, R.H., HURD, L.E., 1993. Disturbance, Coral Reef Communities, and Changing Ecological Paradigms. *Coral Reefs*, 12 (3-4) : 117-125.
- KEOUGH, M.J., 1988. Benthic populations : is recruitment limiting or just fashionable ? *Proc. Sixth Int. Coral Reef Symp.*, 1 : 141-148.
- KEOUGH, M.J., QUINN, G.P., 1991. Causality and the choice of measurements for detecting human impacts in marine environments. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 42 : 539-554.
- KINGSTON, P.F., RIDDLE, M.J., 1989. Cost effectiveness of benthic faunal monitoring. *Mar. Poll. Bull.*, 20 : 490-496.
- KIRCHMAN, D.L., SIGDA, J., KAPUSCINSKI, R., MITCHELL, R., 1982. Statistical Analysis of the Direct Count Method for Enumerating Bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.*, 44 : 376-382.
- KRAGER, C.D., WOODIN, S.A., 1993. Spatial persistence and sediment disturbance of an arenicolid polychaete. *Limnol. Oceanogr.*, 38 : 509-520.
- KRUMBEIN, W.C., 1936. Application of logarithmic moments to size frequency distribution of sediments. *J. Sedim. Petrol.*, 6 : 35-47.
- LABOUTE, P., BONVALLOT, J., ROUGERIE, F., VIGNERON, E., 1994. Les atolls des Tuamotu. ORSTOM (ed.), 296 p.
- LAFFORGUE, A., 1984. Hydrologie de l'île de Tahiti (aide-mémoire succinct). *Archives d'hydrologie* - Centre ORSTOM de Tahiti - n° 84-13, 13 p.
- LAFFORGUE, A., 1988. Caractères généraux du régime des cours d'eau sur les principales îles hautes de la Société. *Notes et Doc.*, ORSTOM, 33 : 18 p.
- LAFFORGUE, A., 1994. Etude hydrologique pour l'aménagement de la rivière Nymphaea. Rapport de campagne et éléments de calcul pour les ouvrages d'assainissement des zones urbanisées

- du secteur Faaa-Punnauia. *Hydro Consult International* - GIE ORSTOM EDF. Direction de l'Equipement Arrondissement de l'infrastructure.
- LAM HOAI, T., LASSERRE, G., AMANIEU, M., 1987. Utilisation de la diversité pour décider du choix des espèces à retenir dans un lot faunistique. *Acta Œcologica, Œcol. Gener.*, 8 : 17-28.
- LANGOMAZINO, N., SPUIG, J.C., SUCHARD, T., TAVANE, M., 1992. Surveillance de la qualité du milieu marin de la rade et du port de Papeete - Campagne 1991 et bilan de sept années de surveillance. *RT LESE* 92, 110 p.
- LARRAMENDY, M.T., NARDI (de), J.L., 1983. Etude de l'évolution physico-chimique et bactériologique des lagons de Tahiti et Moorea (1975 - 1982). *Rapport CEA-R-5 235*, 77 p.
- LEGENDRE, L., LEGENDRE, P., 1984. Ecologie numérique. T.1. *Le traitement multiple des données écologiques*. 260 p. T.2. *La structure des données écologiques*. 336 p. *Coll. d'écologie*. Masson Paris & Press. Univ. Québec (ed.).
- LENHARDT, X., 1991. Hydrodynamique des lagons d'atoll et d'île haute en Polynésie française. *Coll. Etudes & thèses*. ORSTOM, 132 p.
- LEE, S, FUHRMAN, J.A., 1987. Relationships between biovolume and biomass of naturally derived bacterioplankton. *Appl. Environ. Microbiol.*, 53 : 1 298-1 303.
- LEVIN, L.A., 1981. Dispersion, feeding behavior and competition in two spionid polychaetes. *J. Mar. Res.*, 39 (1) : 99-117.
- LEVIN, L.A., LEITHOLD, E.L., GROSS, T.F., HUGGETT, C.L., DIBACCO, C., 1994. Contrasting effects of substrate mobility on infaunal assemblages inhabiting 2 high-energy settings on Fieberling Guyot. *J. Mar. Res.*, 52 (3) : 489-522.
- LONG, B.G., POINER, I.R., 1994. Infaunal Benthic Community Structure and Function in the Gulf of Carpentaria, Northern Australia. *Austr. J. Mar. Fresh. Res.*, 45 (3) : 293-316.
- LONG, B.G., SKEWES, T.D., POINER, I.R., 1994. An efficient method for estimating seagrass biomass. *Aquatic Botany*, 47 (3-4) : 277-291.
- LONG, B.G., WANG, Y.G., 1994. Method for comparing the capture efficiency of benthic sampling devices. *Mar. Biol.*, 121 (2) : 397-399.
- LØRENZEN, C.J., 1967. Determination of chlorophyll and phaeopigments: Spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanog.*, 12 : 343-346.
- MARTY, D., BERTRAND, J.-C., CAUMETTE, P., GAUTHIER, M., 1989. In : Bianchi, M., Marty, D., Bertrand, J.-C., Caumette, P., Gauthier, M. (ed.). *Micro-organismes dans les écosystèmes océaniques*. Masson, 101-151.
- MC INTYRE, A.D., ELLIOTT, J.M., ELLIS, D.V., 1984. Design of sampling programmes. In: Holme, N.A. & Mc Intyre, A.D. (eds). *Methods for the study of marine benthos*. IBP Handbook. (16, 2d ed). Blackwell Scientific Publications, 1-26.
- Mc LACHLAN, A., 1985. The biomass of macro- and interstitial fauna on clean and wrack-covered beaches in western Australia. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 21 : 587-599.

- Mc LACHLAN, A., ERASMUS, T., DYE, A.H., WOOLDRIDGE, T., VAN DER HORST, G., ROSSOUW, G., LASIAK, T.A., MC GWYNNE, L., 1981. Sand beaches energetics: an ecosystem approach towards a high energy interface. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, 13 : 11-25.
- MENGE, B.A., SUTHERLAND, J.P., 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *Am. Nat.*, 110 : 351-369.
- MILLS, E.L., FOURNIER, R.O., 1979. Fish production and the marine ecosystems of the Scotian Shelf, Eastern Canada. *Mar. Biol.*, 54 : 101-108.
- MORAN, M.A., HODSON, R.E., 1989. Formation and bacterial utilization of dissolved organic carbon derived from detrital nitrocellulose. *Limnol. Oceanogr.*, 35 (6) : 1 034-1 047.
- MORIARTY, D.J.W., 1986. Measurement of bacterial growth rates in aquatic systems from rates of nucleic acid synthesis. *Adv. Microb. Ecol.*, 9 : 245-292.
- NAIM, O., 1980. Bilan quantitatif et quantitatif de la petite faune associée aux algues du lagon de Tiahura, île de Moorea, Polynésie française. *C.R.Acad. Sc. Paris*, 291(D) : 549-551.
- NAIM, O., AMOUREUX, L., 1982. Le peuplement d'annélides polychètes mobiles associé aux algues d'un récif corallien de Polynésie française (île de Moorea, Archipel de la Société). *Bull. Ecol.*, 13(1) : 25-33.
- NARDI (de), J.L., 1989a. Etude sur la pollution des eaux côtières dans la zone urbaine de Papeete. *Rapport CEA-R-5 488*, 80 p.
- NARDI (de), J.L., 1989b. Etude sur les caractéristiques des eaux de lagons exploités en Polynésie française. *Rapport CEA-R-5 487*, 68 p.
- NARDI (de), J.L., RAYMOND, A., RICARD, M., 1983. Etude des conséquences pour le lagon de Taunua des travaux d'extension du port de Papeete. Etude descriptive du site actuel. *Rapport CEA-R-5 222*, 115 p.
- NILSSON, H.C., ROSENBERG, R., 1994. Hypoxic response of two marine benthic communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 115 (3) : 209-217.
- OMORI, K., HIRANO, T., TAKEOKA, H., 1994. The limitations to organic loading on a bottom of a coastal ecosystem. *Mar. Poll. Bull.*, 28 (2) : 73-80.
- ORSTOM (eds). 1993. Atlas de la Polynésie française. 112 Pl.
- PAIVA, P.C., 1993. Trophic structure of a shelf polychaete taxocenosis in southern Brazil. *Cah. Biol. Mar.*, 35 : 39-55.
- PALMER, M.W., WHITGE, P.S., 1994. Scale Dependence and the Species-Area Relationship. *Am. Nat.*, 144 (5) : 717-740.
- PASTOROK, R.A., BILYARD, G.R., 1985. Effects of sewage pollution on coral reefs communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 21 : 175-189.
- PAYRI, C.E., 1987. Variabilité spatiale et temporelle de la communauté des macrophytes des récifs coralliens de Moorea (Polynésie française) - Contribution des algues au métabolisme du carbone de l'écosystème récifal. *Thèse Etat*, Univ. Montpellier, 285 p.
- PEARSON, R.G., 1981. Recovery and recolonization of coral reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 4 : 105-122.

- PEARSON, T.H., ROSENBERG, R., 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 16 : 229-311.
- PETERSON, C.H., 1979. Predation, competitive exclusion, and diversity in the soft-sediment benthic communities of estuaries and lagoons. In: R.J. Livingston (eds). *Ecological processes in coastal and marine systems. Marine Science. (10)*. Plenum Press. 233-264.
- PICARD J., 1985. Reflexions sur les écosystèmes marins benthiques : hiérarchisation, dynamique spatio-temporelle. *Tethys*, 11 : 230-242.
- PICKETT, S.T.A., WHITE, P., 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. *Acad. Press*, Orlando.
- POLLARD, P.C., KOGURE, K., 1993. Bacterial decomposition of detritus in a tropical seagrass (*Syringodium isoetifolium*) ecosystem, measured with [Methyl-3H] thymidine. *Aust. J. Mar..Freshwater. Res.*, 4 : 155-172.
- PORTER, K.G., FEIG, Y.S., 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.*, 25 : 943-948.
- QINGHONG, L., 1995. A model for species diversity monitoring at community level and its applications. *Environmental Monitoring and Assessment*, 34 (3) : 271-287.
- RHOADS, D.C., 1974, Organism-sediment relation on the muddy sea floor. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 12 : 263-300.
- RHOADS, D.C., YOUNG, D.K., 1970. The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. *J. Mar. Res.*, 28 : 150-178.
- RICARD, M., 1980. Diminution de la production primaire du lagon de Tiahura (île de Moorea, Polynésie française) sous l'influence de la pollution liée à l'exploitation de sables coralliens. *Cah. Indo-pac.*, 2 : 83-126.
- RICHARD, G., 1982. Mollusques lagunaires et récifaux de Polynésie française. Inventaire faunistique, bionomie, bilan quantitatif, croissance, production. *Thèse doct. Etat*, Univ. Paris VI, 313 p.
- RIDDLE, M.J., 1988. Patterns in the distribution of macrofaunal communities in coral reef sediment on the central Great Barrier Reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 47 : 281-292.
- RIDDLE, M.J., ALONGI, D.M., DAYTON, P.K., HANSEN, J.A., KLUMPP, D.W., 1990. Detrital pathways in a coral reef lagoon. *Mar. Biol.*, 104 : 109-118.
- ROGERS, C.S., 1993. Hurricanes and Coral Reefs - The intermediate disturbance hypothesis revisited. *Coral Reefs*, 12 (3-4) : 127-137.
- ROUGERIE, F., SALVAT, B., TATARATA, M., 1992. La « mort blanche » des coraux. *La Recherche*, 23 (245) : 826-834.
- SALVAT, B., 1992. Blanchissement et mortalité des scléactiniaires sur les récifs de Moorea (archipel de la Société) en 1991. *C. R. Acad. Sc. Paris* 314 (3) : 105-111.
- SALVAT B., DELESALLE, B., GALZIN, R., GATTUSO, J.P., POLI, G., ALGRET, J., GATTEFAIT, G., RICHARD, G., MABILON, B., DUREPAIRE, L., 1991. Environnement

- marin côtier de la Papenoo (Tahiti) en 1991. *Rapport polycopié (RA 43)*. Antenne EPHE-Museum Polynésie française. 160 p.
- SALVAT B., FAURE, G., GALZIN, R., PAYRI, C., 1993. La biogéographie récifale et lagonaire. In : *Atlas de Polynésie française*, ORSTOM (ed.) Pl. 53.
- SALVAT, B., VERGONZANNE, G., GALZIN, R., RICHARD, G., CHEVALIER, J.P., RICARD, M., RENAUD-MORNANT, J., 1979. Conséquences écologiques des activités d'une zone d'extraction de sable corallien dans le lagon de Moorea (île de la Société, Polynésie française). *Cah. Indo-Pac.*, 1 (1) : 83-126.
- SANTOS (dos), P.J.P., 1991. Morphodynamical influence of a temporary freshwater stream on the population dynamics of *Scolecopsis gaucha* (Polychaeta: Spionidae) on a sandy beach in southern Brazil. *Bull. Mar. Sci.* 48 (3) : 657-664.
- SANTOS, P.J. P., 1994. Population dynamics and production of *Scolecopsis gaucha* (Polychaeta: Spionidae) on the sandy beaches of southern Brazil. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 110 : 159-165.
- SCHERRER, B., 1984. *Biostatistique*. G. Morin (ed.), 850 p.
- SCHINK, D.R., GUINASSO, N.L., 1977, Effects of bioturbation on sediment-sea water interaction. *Mar. Geol.*, 23 : 133-154.
- SOMASCHINI, A., GRAVINA, M.F., ARDIZZONE, G.D., 1994. Polychaete depth distribution in a *Posidonia oceanica* bed (rhizome and matte strata) and neighbouring soft and hard bottoms. *Marine Ecology - Pubblicazioni Della Stazione Zoologica di Napoli* I, 15 (2) : 133-151.
- SOMERFIELD, P.J., CLARKE, K.R., 1995. Taxonomic levels, in marine community studies, revisited. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 127 : 113-119.
- STARINK, M., 1995. Seasonal variation in bacterial production, protozoan grazing, and abundance in sediments of a freshwater littoral zone. *Ph.D. thesis*, Univ. Amsterdam.
- STEPHEN, A.C., EDMONDS, S.J., 1972. The phyla Sipuncula and Echiura. *Trustees of the British Museum (Nat. Hist.)*, 1-342.
- SUN, M.Y., ALLER, R.C., LEE, C., 1994. Spatial and temporal distributions of sedimentary chloropigments as indicators of benthic processes in Long Island Sound. *J. Mar. Res.*, 52 (1) : 149-176.
- TORRETON, J.P., FOUQUET, O., FROUIN, P., sous presse. Bacteriobenthos biomass and production in the lagoon of Tahiti. *Eighth International Coral Reef Symp.*, Panama, 24-29 juin 1996.
- TREVALLEON, A., ANSELL A.D., SIVADAS P., NARAYANAN B., 1970. A preliminary account of two sandy beaches in South West India. *Mar. Biol.*, 6 : 268-279.
- VANDERMAAREL, E., 1993. Some remarks on disturbance and its relations to diversity and stability. *J. Vegetation Sci.*, 4 (6) : 733-736.
- VAUGELAS (de), J., 1985. On the presence of the mud-shrimp *Callichirus armatus* in the sediments of Mataiva lagoon. *Proceedings of the Fifth International Coral Reef Congress*, 6 : 314-317.

- VAUGELAS (de), J., BUSCAIL R., 1990, Organic matter distribution in burrows of Thalassinid crustacean *Callichirus lauræ*, Gulf of Aqaba (Red Sea). *Hydrobiologia*, 207: 269-277.
- VAUGELAS (de), J., BUSCAIL, R., 1990. Organic matter distribution in burrows of the thalassinid crustacean *Callichirus lauræ*, Gulf of Aqaba (Red Sea). *Hydrobiol.*, 207 : 269-277.
- VAUGELAS (de), J., SAINT-LAURENT, M., 1984. Premières données sur l'écologie de *Callichirus lauræ* de Saint Laurent sp. Nov. (Crustacé Décapode Callianassidae) : son action bioturbatrice sur les formations sédimentaires du golfe d'Aqaba (Mer rouge). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 298 (III-6) : 147-152.
- VELJI, M.I., ALBRIGHT, L.J., 1986. Microscopic enumeration of attached marine bacteria of seawater, marine sediment, fecal matter, and kelp blade samples following pyrophosphate and ultrasound treatments. *Can. J. Microbiol.*, 32 : 121-126.
- VILLIERS, L., CHRISTIEN D., SEVERE A., 1987. Investigations sur l'écologie des sables coralliens biogènes de l'atoll de Mururoa (Tuamotu, Polynésie française). *Notes et Doc. Oceanogr.*, ORSTOM, 36 : 98 p.
- WARWICK, R.M., 1986. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Mar. Biol.*, 92 : 557-562.
- WARWICK, R.M., 1988. The level of taxonomic discrimination required to detect pollution effects on marine benthic communities. *Mar. Poll. Bull.*, 19 : 259-268.
- WARWICK, R.M., 1993. Environmental impact studies on marine communities - Pragmatical considerations. *Austr. J. Ecol.*, 18 (1) : 63-80.
- WENTWORTH, C.K., 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. *J. Geol.*, 30 : 377-392.
- WEYDERT, P., 1971. Etude sédimentologique et hydrodynamique d'une coupe de la partie médiane du Grand Récif de Tuléar (S.W. de Madagascar). *Thetys*, Suppl. 1 : 237-280.
- WHEATCROFT, R.A., 1991, Conservative tracer study of horizontal sediment mixing rates in a bathyal basin, California borderland. *J. Mar. Res.*, 49 : 565-588.
- WHEATCROFT, R.A., OLMEZ, I., PINK, F.X., 1994. Particle bioturbation in Massachusetts Bay: Preliminary results using a new deliberate tracer technique. *J. Mar. Res.*, 52 (6) : 1 129-1 150.
- WILSON, J.G., 1994. The role of bioindicators in estuarine management. *Estuaries*, 17 : 94-101.
- WILSON, J.G., JEFFREY D.W., 1994. Benthic biological pollution indices in estuaries. In : Kramer K.M.J. (ed.). *Biomonitoring of coastal water and estuaries*. CRC Press Inc., 311-327.
- WITHERS, R.G., 1977. Soft-shore macrobenthos along the south-west coast of Wales. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 5 : 467-484.
- YOKOYAMA, Y., NGUYEN, H.V., LAMBERT, C.E., CHESSELET, R., 1985. Etude de la bioturbation dans les sédiments superficiels de la Méditerranée occidentale par le traceur Pb210. *Oceanol. Acta*, 8 : 285-291.

- ZMARZLY, D.L., STEBBINS, T.D., PASKO, D., DUGGAN, R.M., BARWICK, K.L., 1994. Spatial patterns and temporal succession in soft-bottom macroinvertebrate assemblages surrounding an ocean outfall on the southern San Diego Shelf - Relation to anthropogenic and natural events. *Mar Biol.*, 118 (2) : 293-307.
- ZUHLKE, R., REISE, K., 1994. Response of macrofauna to drifting tidal sediments. *Helgol. Meeresunters.*, 48 (2-3) : 277-289.

PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS

PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS

PUBLICATIONS SOUMISES A COMITÉ DE LECTURE

FROUIN, P., HILY, C., HUTCHINGS, P., soumis. Adaptive behaviour of spionid polychaetes living in the swash zone of exposed beaches in Tahiti island (French Polynesia). *Marine Biology*.

HUTCHINGS, P., FROUIN, P., HILY, C., soumis. Two new species of Spionidae (Polychaeta) from Tahiti, French Polynesia. *Proceedings of the biological Society of Washington*.

HILY, C., FROUIN, P., soumis. Short term bioturbation activity in the lagoonal sediments of Tikehau atoll (Tuamotu archipelago, French Polynesia). *Journal of experimental Marine Biology and Ecology*.

RAPPORTS A DIFFUSION RESTREINTE

FROUIN, P., HILY, C., FICHEZ, R., 1993. Éco-diagnostic des récifs frangeants de l'île de Tahiti. *Rapport pour la Délégation à l'Environnement et la Délégation à la Recherche de Polynésie française*, 18 p.

FROUIN, P., 1992. Activité de bioturbation de la macrofaune et son rôle dans la transformation de la matière organique particulaire à l'interface eau-sédiment des lagons. *Mémoire de D.E.A., Université Française du Pacifique*, 50 p.

COMMUNICATIONS

FROUIN, P., HILY, C., 1996. Soft-bottom communities structure influenced by organic inputs: polychaetes as ecological indicators. *8th International Coral Reef Symposium*, Panama, 24-29 juin 1996.

TORRÉTON, J.P., FOUQUET, O., FROUIN, P., 1996. Bacteriobenthos biomass and production in relation to eutrophication in the lagoon of Tahiti. *8th International Coral Reef Symposium*, Panama, 24-29 juin 1996.

FROUIN, P., 1993. Écodiagnostic des récifs frangeants de l'île de Tahiti. *Troisièmes Journées de la Recherche de Polynésie française*.

LISTES

LISTE DES FIGURES

FIGURE 1 —. Situation de la Polynésie française dans le Pacifique (in Atlas de la Polynésie française, ORSTOM, 1993).....	22
FIGURE 2 —. Principales localités et caractéristiques du complexe récifal de l'île de Tahiti. La légende se situe en haut et à gauche de la figure. D'après Atlas de la Polynésie française, ORSTOM, 1993.....	23
FIGURE 3 —. Exemple d'évolution géomorphologique menant à la formation d'îles hautes et atolls : le cas des Tuamotu (selon Scott & Rotondo 1983 in Laboute et al. 1994). Dans l'ellipse : exemple d'île haute ceinturée par un complexe récifal.	24
FIGURE 4 —. Terminologie d'éléments récifaux définie par Battistini et al. (in Battistini et al., 1975).	25
FIGURE 5 —. Aires de modules spécifiques Q_s (unité : $l/s/km^2$) homogènes et principales rivières de l'île de Tahiti (in Lafforgue 1984, page 6).	27
FIGURE 6 —. Répartition saisonnière des houles [1 484 valeurs relevées entre 153°32'O et 18°39'S environ (aire 61 572 Météorologie Nationale) de 1961 à 1970]. D'après Anonyme, 1979.	29
FIGURE 7 —. Définition des stations en fonction des stratificateurs géographique (zones) et géomorphologique (types). Le numéro de station indique à la fois la zone (chiffre de gauche) et le type géomorphologique (chiffre de droite). Les types géomorphologiques sont rappelés dans l'encart, à droite de la figure. A noter : la station du port (20) est de type « chenal », la station 15 d'Arue est de type « transition ».	37
FIGURE 8 —. Schéma du protocole de tri des sédiments par élutriation.	46
FIGURE 9 —. Résumé du protocole utilisé au cours des travaux pour déterminer les masses de sédiment ou les biomasses.....	48
FIGURE 10 —. Représentation de l'indice Q basé sur le modèle DIMO (Qinghong, 1995), détermination graphique de la diversité.....	51
FIGURE 11 —. Schéma de synthèse des phases d'échantillonnage et d'analyse des deux types de macrofaune. Grande et petite macrofaune sont échantillonnées selon la même méthode mais avec des paramètres distincts. La grande macrofaune est recueillie sur tamis de 2 mm. La petite macrofaune est recueillie entre les tamis 2 mm et 0.5 mm.	57
FIGURE 12 —. Sous estimation de l'abondance liée à la méthode. Variabilité des pertes selon la station étudiée - cas des invertébrés vermiformes (essentiellement polychètes) écrasés sur les mailles du filet de 2 mm. Nombre total par $0.5m^2$ (1 station) étudiés. Campagne 3 - janvier 1994.....	59
FIGURE 13 —. Tri des stations en ordre croissant par la taille moyenne (T_m) du sédiment. La ligne supérieure représente les stations sont triées par granulométrie croissante de la gauche vers la droite. Chacun des quatre types de stations (frangeant, transition, chenal et platier interne) apparaît entouré, dans une ligne distincte après translation des numéros de station correspondant.	64
FIGURE 14 —. Couche superficielle (premier cm du sédiment) ou approche annuelle des apports terrigènes. En ordonnée le taux représente le rapport poids sec/poids sec total de l'échantillon pour la fraction acido-soluble (assimilée aux carbonates) et pour la fraction insoluble (assimilée aux éléments terrigènes basaltiques).	65
FIGURE 15 —. Couche sous-jacente (2^e - 5^e cm du sédiment) ou approche interannuelle des apports terrigènes. En ordonnée le taux représente le rapport poids sec/poids sec total de l'échantillon pour la fraction acido-soluble (assimilée aux carbonates) et pour la fraction insoluble (assimilée aux éléments terrigènes basaltiques).	65
FIGURE 16 —. Gradient de matière terrigène évoluant le long de la radiale frangeant-barrière ; exemple de la zone d'Outumaoro (zone 3).....	66
FIGURE 17 —. Schéma de cheminement des apports terrigènes dans la radiale frangeant-barrière.....	66

FIGURE 18 et 18BIS —. Tracés des variations du potentiel d'oxydoréduction (Eh) en fonction de la profondeur des sédiments (en cm, sur l'axe des abscisses). Le numéro en caractères gras au dessus de chaque graphe identifie la station.	67
FIGURE 19 —. Variation à court terme (21 mois) des teneurs moyennes (toutes stations confondues, par campagne) en pigments phytobenthiques. Unité : µg/g de sédiment sec. Les ordonnées sont décalées pour éviter le chevauchement des barres d'erreur standard figurées par les traits verticaux situés de part et d'autre de chaque moyenne.....	71
FIGURE 20 —. Teneurs en pigments dans les différentes stations (moyenne sur 21 mois toutes campagnes confondues). chl-a = chlorophylle a ; phaeo = phaeopigments. Les barres verticales représentent l'erreur standard S.E.	72
FIGURE 21 —. Variation des taux de particules fines (notées pélites) sur les 21 mois de l'étude, pour chaque station.	74
FIGURE 22 —. Comparaison des variations de teneur en particules fines.....	75
FIGURE 23 —. Évolution des taux de matière organique dans les différentes stations sur 21 mois. m.o. = matière organique.	76
FIGURE 24 —. Taux moyens de matière organique dans les 18 stations (moyenne sur 21 mois). Les barres verticales représentent l'erreur standard.....	77
FIGURE 25 —. Distribution des stations le long du gradient granulométrique. Analyse en composantes principales sur les variables environnementales des 18 stations (moyennes sur 21 mois, sauf variable Granulo). Les axes fléchés partant de l'origine représentent le poids des composantes environnementales. Les groupes de stations homogènes sont entourés.	81
FIGURE 26 —. Densités de bactéries relevées dans les treize stations étudiées.....	86
FIGURE 27 —. Densités bactériennes : tri par type de structure récifale et par zone. Les quatre motifs remplissant les bâtons correspondent aux quatre types de zones étudiés. Les flèches schématisent l'évolution le long du gradient zone 1(→ zone 2) → zone 3 → zone 5. Barrières = platier interne du récif barrière.	87
FIGURE 28 —. Production de biomasse bactérienne par type de station. Les quatre motifs remplissant les bâtons correspondent aux quatre types de zones étudiés. Barrières = platier interne du récif barrière.....	88
FIGURE 29 —. Régressions linéaires liant le facteur production bactérienne au taux de matière organique (perte au feu) — in Fouquet (1995).....	89
FIGURE 30 —. Taux de couverture (%) en corail vivant et mort dans les stations de platier interne et celles de transition. Le cadre isole les deux stations de transition des stations de platier interne.	96
FIGURE 31 —. Représentativité (aspect qualitatif) des principaux taxons de grande macrofaune au sein de chaque station. Sip = Sipunculien ; Mac = macroures ; Bra = brachyours ; Biv = bivalves ; Gas = gastéropodes ; Pol = polychètes. Les flèches et encadrés pointillés mettent en évidence les particularités de certains taxons qui sont détaillées dans le texte.....	102
FIGURE 32 —. Ségrégation de stations homogènes sur le plan de richesse générale des stations. Dendrogramme établi par groupement agglomératif à liens complets réalisé sur la matrice de distance euclidienne (racine carrée). Les données concernent le nombre moyen (moyenne annuelle) de taxons dans chacune des 18 stations. Données normalisées : $\frac{x - \bar{x}}{\sigma}$	104
FIGURE 33 —. Modèle DIMO appliqué aux données de diversité des 18 stations.....	106
FIGURE 34 —. Les stades d'évolution successionnelle rencontrés parmi les stations : courbes caractéristiques des états mature et non mature, selon Frantier (1976).	107
FIGURE 35 et 35BIS—. Diagrammes rang-fréquence par station. En abscisse : rang des taxons ; en ordonnée : fréquence relative des biomasses. Axes en échelles logarithmiques. Les taxons les plus fréquents sont cités.....	108
FIGURE 36 —. Moyennes et intervalles de variation des densités de la grande macrofaune (> 2 mm) sur quatre trimestres. Les barres verticales représentent moyenne ± S.E.	114

- FIGURE 37 —. Moyennes et amplitudes de variation des densités de la petite macrofaune (2 mm < taille < 0.5 mm) sur deux saisons. Les barres verticales représentent moyenne \pm S.E.114
- FIGURE 38 —. Les deux tendances de l'évolution de la densité de la grande macrofaune, selon la structure géomorphologique (axe des abscisses) et le type de zone (nature du trait).115
- FIGURE 39 —. Densités relatives des groupes taxonomiques de la grande macrofaune. Moyenne par station sur quatre trimestres.118
- FIGURE 40 —. Moyennes et intervalles de variation de la biomasse totale de la grande macrofaune (> 2 mm) sur quatre trimestres. Les barres verticales représentent moyenne \pm S.E.122
- FIGURE 41 —. Dendrogramme des groupes de stations définis sur la base des biomasses moyennes des taxons Pol, Gas, Biv, Sip, Bra et Mac (ensemble > 90% de la biomasse). Les stations homogènes sont délimitées par un arc de cercle en abscisse. Groupement agglomératif à liens complets sur la matrice de la racine carrée des distances euclidiennes. Données normalisées : $\frac{x - \bar{x}}{\sigma}$ 123
- FIGURE 42 —. Biomasses relatives des groupes taxonomiques de la grande macrofaune. Moyenne par station, sur quatre trimestres.125
- FIGURE 43 —. Comparaison de la production secondaire de la grande macrofaune calculée selon deux méthodes théoriques : celle d'Edgar (1990) et celle de Riddle et al., (1990). Les bâtons et les nombres associés indiquent les valeurs moyennes pour chaque station. Les barres verticales représentent l'erreur standard.127
- FIGURE 44 —. Gradient des différents groupes trophiques (biomasses) au sein des cinq zones. Légende : INDET = indéterminés ; SDF = dépositivores sélectifs ; NSDF = dépositivores non sélectifs ; HER = herbivores ; FIL = suspensivores ; CAR = carnivores.129
- FIGURE 45 —. Proportion des différents groupes trophiques chez les polychètes, au sein des cinq zones étudiées. Légende : INDET = indéterminés ; SDF = dépositivores sélectifs ; NSDF = dépositivores non sélectifs ; HER = herbivores ; FIL = suspensivores ; CAR = carnivores.131
- FIGURE 46 —. Représentation de l'ACP synthétisant l'influence des variables environnementales seules (axes fléchés clairs et caractères normaux ; résultats de l'ACP, figure 25) et des variables relatives à la faune (axes fléchés foncés et caractères soulignés). Les axes fléchés partant de l'origine traduisent le poids des composantes. Les cercles numérotés (chiffres romains) définissent les groupes de stations homogènes décelés par le dendrogramme de la figure 47. L'encadrement en trait pointillé traduit un lien possible entre deux stations.136
- FIGURE 47 —. Dendrogramme des groupes de stations définis sur la base des facteurs relatifs à la faune (biomasses moyennes des six principaux taxons [Pol, Gas, Biv, Sip, Bra, Mac] et des cinq groupes trophiques [Car, Her, Fil, Nsdf, Sdf]). Groupement agglomératif à liens complets sur la matrice de la racine carrée de la distance euclidienne. Données normalisées : $\frac{x - \bar{x}}{\sigma}$ 137
- FIGURE 48 —. Evolution des régimes trophiques de la grande macrofaune en fonction de la configuration géomorphologique et de l'intensité des apports terrigènes. Voir l'explication détaillée dans le texte.139
- FIGURE 49 —. Indice biologique de sédimentation. Le ratio des biomasses Chaetopteridae/ (Chaetopteridae + Capitellidae) noté $I_s = Ch/(Ca+Ch)$, en ordonnée, indique une forte charge sestonique associée à une faible déposition lorsque le taux est élevé, et une forte sédimentation lorsque le taux est faible. En abscisse : stations.140
- FIGURE 50 —. Evolution pondérale globale des trois principaux groupes benthiques le long du gradient de perturbation croissant de la droite vers la gauche. G/b = gastéropodes dominant parmi les mollusques ; B/g = bivalves dominant parmi les mollusques. Les stations 12, 41 et 51 ne sont pas prises en compte.142
- FIGURE 51 —. Evolution du régime trophique des polychètes en fonction du degré de perturbation du milieu (cas des chenaux). L'indice DF/CAR représente le rapport de la biomasse des dépositivores sur celle des carnivores.142
- FIGURE 52 —. Conséquences de l'enrichissement particulier sur les variables richesse, abondance et biomasse de la famille des Capitellidae (cas des chenaux). BC/BT = biomasse des Capitellidae/ biomasse

totale de la macrofaune de la station ; DC/DT = densité des Capitellidae/ densité totale de la macrofaune de la station......144

FIGURE 53 —. Evolution des variables relatives à la faune S, A et B en fonction d'un gradient de perturbation anthropique décroissant. Les points représentent les valeurs médianes des stations pour chaque zone.147

FIGURE 54 —. Schéma de l'évolution des variables SAB en fonction d'un gradient d'enrichissement organique, selon Pearson et Rosenberg (1978).148

LISTE DES TABLEAUX

<i>TABLEAU 1 —. Quelques valeurs de précipitations sur l'île de Tahiti : les reliefs exposés à l'est sont plus arrosés. Données de Ferry, 1988.</i>	26
<i>TABLEAU 2 —. Activités anthropiques affectant chacune des cinq zones sélectionnées.</i>	36
<i>TABLEAU 3 —. Libellé, position et profondeur des stations.</i>	39
<i>TABLEAU 4 —. Usages des termes « lagon » et « lagonaire ».</i>	41
<i>TABLEAU 5 —. Dates des prélèvements. ϕ-χ correspond aux prélèvements réalisés pour l'étude des variables sédimentaires (matière organique, particules fines, chlorophylle a, phaeopigments) ; m à ceux destinés à l'étude de la petite macrofaune et M ceux destinés à l'étude de la grande macrofaune (groupes traités dans la suite du document).</i>	41
<i>TABLEAU 6 —. Nombre optimal de réplicats de 0.1 m² pour obtenir une précision de 20 %, et précisions effectives apportées par l'usage de cinq réplicats (trois dernières colonnes ; en %). les variables concernées sont l'abondance, la biomasse et le nombre de taxons, pour tous les échantillons de macrofaune > 2 mm récoltés.</i>	60
<i>TABLEAU 7 —. Recouvrement (%) par type de substrat dans les stations étudiées. A gauche, le pourcentage de substrat meuble, à droite celui de substrat dur. En gras : type dominant.</i>	62
<i>TABLEAU 8 —. Taille moyenne (Tm) et dénomination (selon classification de Wentworth, 1922) des sédiments dans les stations - SG : sable grossier ; SM : Sable Moyen ; STF : Sable Très Fin ; VA : Vase.</i>	63
<i>TABLEAU 9 —. Résultats de l'ANOVA mettant en évidence les différences significatives entre stations à propos de leur potentiel redox. ddl = degrés de liberté.</i>	69
<i>TABLEAU 10 —. Profondeurs moyennes de sédiment (en cm) pour lesquelles les seuils considérés sont observés. Les colonnes de gauche (en clair) représentent les profondeur à partir desquelles le seuil +100 mV disparaît ; celles de droite (en grisé) représentent l'équivalent pour un seuil de +200 mV. Les flèches verticales orientées vers le bas indiquent : un gradient net entre les stations lorsqu'elles sont en trait plein, deux groupes de stations lorsqu'elles sont barrées d'un trait pointillé horizontal et pas de gradient net entre les stations lorsqu'elles sont en trait pointillé simple avec double extrémité fléchée.</i>	69
<i>TABLEAU 11 —. Rapport pigments actifs/pigments dégradés, dans chaque station, basé sur les moyennes à 21 mois. Les valeurs soulignées sont supérieures ou égales à 1, celles en gras correspondent aux cas des chenaux.</i>	72
<i>TABLEAU 12 —. Homogénéité des stations pour la variable « teneur en particules fines ». Test de Newman-Keuls avec $\alpha = 0.05$. Les « groupes homogènes » sont réunis par les accolades ; Un décalage net vers la droite indique une différence significative par rapport au groupe de stations situé immédiatement au-dessus. La moyenne est calculée sur l'ensemble des triplicats collectés au cours de huit campagnes, moins d'éventuelles pertes. Les stations 43 et 15 n'ont été échantillonnées que sept et six fois respectivement.</i>	73
<i>TABLEAU 13 —. Analyse de corrélation linéaire pour les variables environnementales. Le chiffre représente le coefficient de corrélation, *** signifie que la valeur est très hautement significative ; $p < 0.001$. ** signifie que la valeur est hautement significative, $p < 0.01$, avec ($\alpha=0.05$). $n = 18$. Prof = Profondeur, M.O. = Matière Organique, P.F.= Particules Fines, Chl-a = Chlorophylle a, Phaeo = Phaeopigments, C-phyto = Carbone phytobenthique, Granulo = Tm dans la station.</i>	79
<i>TABLEAU 14 —. Présence (en termes de biomasse : g PSSC/m²) spatio-temporelle des algues et phanérogames. La première ligne du tableau indique le numéro de la station ; la seconde indique la date du prélèvement suivi du numéro de campagne (entre parenthèses). * représente une biomasse non calculée, ? une donnée perdue. Les blancs indiquent l'absence de toute macrophyte sur le substrat meuble.</i>	92
<i>TABLEAU 15 —. Recouvrements d'algues et phanérogames sur chaque strate de substrat meuble (SM) ou substrat dur (SD) et bilan au niveau de l'aire totale de la station (Tous substrats). Valeurs moyennes en % ; S.E. entre parenthèses ($n = 12$). Le gazon observé dans certaines stations est fixé sur du corail mort.</i>	93
<i>TABLEAU 16 —. Recouvrement des éléments coralliens dans la strate « substrat dur » (SD) et sur l'aire totale de la station (Tous substrats). Valeurs moyennes en % ; S.E entre parenthèses ($n = 12$).</i>	95

<i>TABLEAU 17 —. Densités de mégafaune dans les stations. Comptage unique sur 200 m².</i>	98
<i>TABLEAU 18 —. Nombre de taxons pour les différentes classes de tailles abordées. Bra = Brachyourses ; Mac = Macroures ; Biv = Bivalves ; Gas = Gastéropodes ; Sip = Sipunculiens.</i>	99
<i>TABLEAU 19 —. Nombre de taxons de grande macrofaune (≥ 2 mm) dans les 18 stations. Pol = polychètes, Bra = brachyourses, Mac = macroures, Biv = bivalves, Gas = gastéropodes et Sip = sipunculiens.</i>	100
<i>TABLEAU 20 —. Nombre de taxons de petite macrofaune (2 mm < taille \leq 0.5 mm) dans les 18 stations.</i> ..	101
<i>TABLEAU 21 —. Valeurs des indices de diversité H' et Q pour la grande macrofaune (> 2 mm).</i>	105
<i>TABLEAU 22 —. Contribution globale des plus importants taxons à la diversité. * valeur supérieure ou égale au seuil considéré.</i>	112
<i>TABLEAU 23 —. Densités de terriers (diamètre supérieur à 5 mm) de grande macrofaune. En gras, densité fortes (> 100 par m²) sur sédiment très fin.</i>	119
<i>TABLEAU 24 —. Poids moyens individuels (mg) mesurés pour les taxons de la petite macrofaune. Pour la signification des acronymes se reporter à l'Annexe 4. Nb répl. est le nombre de pesées effectuées.</i>	120
<i>TABLEAU 25 —. Poids moyens individuels (mg) mesurés pour les taxons de la grande macrofaune. Pour la signification des acronymes se reporter à l'Annexe 4. Nb répl. est le nombre de pesées effectuées.</i>	121
<i>TABLEAU 26 —. Part des familles de polychètes dans la biomasse globale de cette classe.</i>	124
<i>TABLEAU 27 —. Valeur de production (P) et production /biomasse (P/B) de la petite macrofaune, dans chaque station selon les deux méthodes (Edgar, 1990 et Riddle et al., 1990, voir chapitre matériel et méthodes). Unité de p = Kcal/m²/an.</i>	126
<i>TABLEAU 28 —. Coefficients de corrélation entre les variables relatives à la faune. Tous les résultats sont très hautement significatifs ($p < 0.001$, $n = 18$). La demi-colonne de droite représente dans chaque cas le calcul des coefficients après élimination des valeurs « studentisées » (résidu réduit par l'estimation de la variance calculée sur l'ensemble des données amputé de l'observation considérée) s'écartant de l'intervalle [+2, -2] : ces stations sont (1) 11, 12, 31, 53 ; (2) 32,33,34,54 ; (3) 11, 14, 41, 51. ($p < 0.001$, $n = 14$). Soixante-six à 98 % de la variation d'une variable sont expliqués par une autre.</i>	146

LISTE DES ANNEXES

ANNEXE 1 —. *Granulométrie des sédiments : courbes des fréquences cumulées et histogrammes des masses par classe granulométrique. GR = granule ; STG = sable très grossier ; SG = sable grossier ; SM = sable moyen ; SF = sable fin ; STF = sable très fin ; VA = vase.191*

ANNEXE 2 —. *Valeurs granulométriques brutes. Pour chaque station la première ligne représente le poids en grammes, la seconde le pourcentage (du poids total) correspondant. GL = galets ; GR = granule ; STG = sable très grossier ; SG = sable grossier ; SM = sable moyen ; SF = sable fin ; STF = sable très fin ; VA = vase.....192*

ANNEXE 3 —. *Récapitulatif des données d'abondance et de production bactérienne utilisées dans les régressions. Cell = cellule.....194*

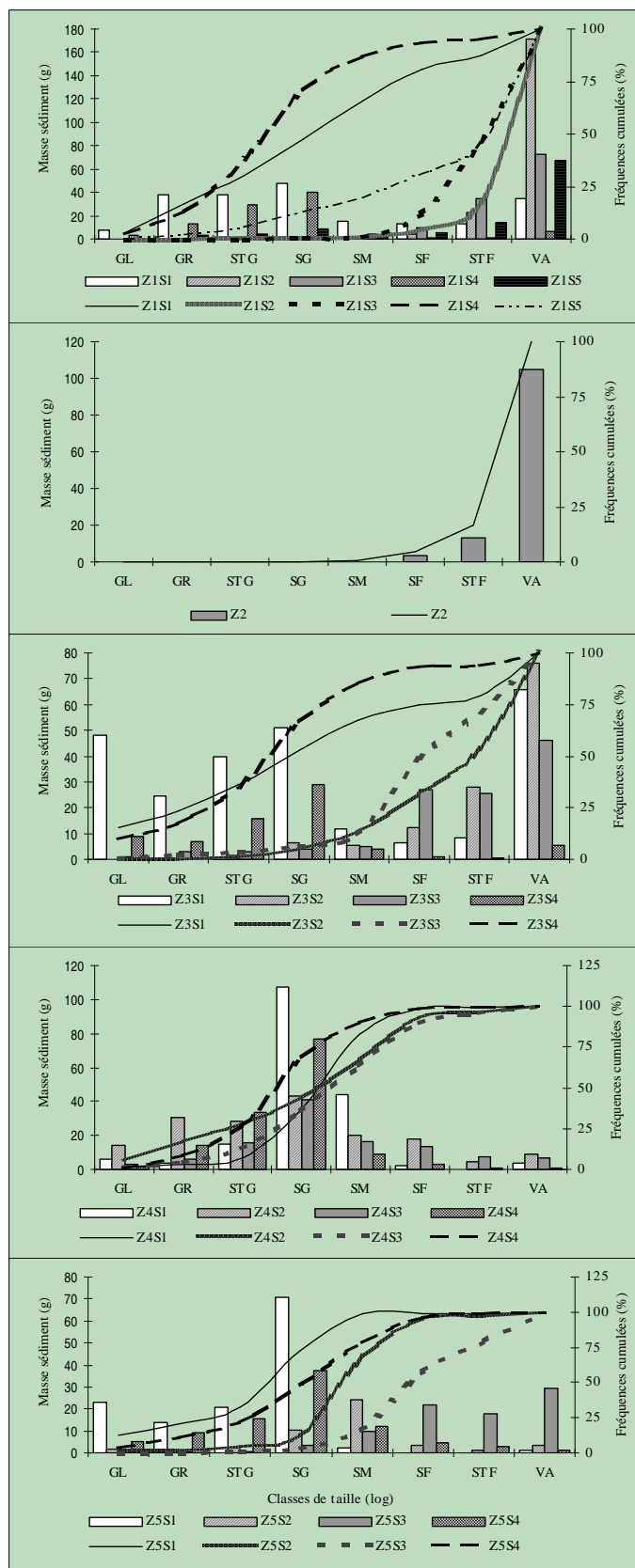
ANNEXE 4 —. *Liste des taxons supérieurs observés dans les échantillons de sédiment, et acronymes correspondants (en gras) utilisés dans le texte.195*

ANNEXE 5 —. *Inventaire des espèces et autres taxons récoltés par la technique du carottage, toutes campagnes et station confondues. La signification des acronymes est précisée dans l'annexe précédente. Le régime trophique affecté au taxon est précisé dans la dernière colonne.196*

ANNEXE 6 —. *Contribution des taxons à la diversité de chaque station. Seuls les seuils supérieurs à 5 % sont représentés.....203*

ANNEXES

ANNEXE 1 —. Granulométrie des sédiments : courbes des fréquences cumulées et histogrammes des masses par classe granulométrique. GR = granule ; STG = sable très grossier ; SG = sable grossier ; SM = sable moyen ; SF = sable fin ; STF = sable très fin ; VA = vase.



ANNEXE 2 —. (CONTINUE PAGE SUIVANTE) Valeurs granulométriques brutes. Pour chaque station la première ligne représente le poids en grammes, la seconde le pourcentage (du poids total) correspondant. GL = galets ; GR = granule ; STG = sable très grossier ; SG = sable grossier ; SM = sable moyen ; SF = sable fin ; STF = sable très fin ; VA = vase.

Classe	GL	GR	STG	SG	SM	SM	SF	SF	STF	STF	VA
Maille (mm)	4	2	1	0,5	0,315	0,25	0,16	0,125	0,1	0,063	0
Maille (phi)	-2	-1	0	1	1.67	2	2.64	3	3.32	3.99	10
STATION											
Z1S1 grammes	8.011	37.764	37.473	47.412	36.082	14.881	27.741	12.876	5.704	13.266	34.9
%	2.9	16.6	30.2	47.3	60.4	65.8	75.8	80.5	82.6	87.4	100.0
Z1S2 grammes	0.146	0.354	0.346	0.741	0.704	0.557	2.639	4.017	3.733	22.552	171.5
%	0.1	0.2	0.4	0.8	1.1	1.4	2.6	4.6	6.4	17.3	100.0
Z1S3 grammes	0.021	0.038	0.075	0.427	0.392	0.434	5.662	9.438	13.560	34.874	72.6
%	0.0	0.0	0.1	0.4	0.7	1.0	5.1	12.0	21.9	47.2	100.0
Z1S4 grammes	2.747	13.362	29.262	40.121	15.460	3.890	5.734	1.596	0.728	1.416	6.1
%	2.3	13.4	37.7	71.0	83.8	87.0	91.8	93.1	93.7	94.9	100.0
Z1S5 grammes	0.494	2.724	4.125	8.890	6.426	2.238	7.665	5.812	4.168	13.928	67.1
%	0.4	2.6	5.9	13.1	18.3	20.2	26.4	31.1	34.4	45.7	100.0
Z2 grammes	0.000	0.047	0.042	0.108	0.227	0.223	1.807	3.296	2.338	12.981	104.6
%	0.0	0.0	0.1	0.2	0.3	0.5	2.0	4.6	6.4	16.8	100.0
Z3S1 grammes	48.261	24.301	39.989	51.123	33.697	11.595	17.283	6.454	3.505	8.123	65.6
%	15.6	23.4	36.3	52.8	63.7	67.4	73.0	75.1	76.2	78.8	100.0
Z3S2 grammes	0.000	0.495	1.430	6.154	8.152	5.192	17.786	12.379	6.442	28.077	75.9
%	0.0	0.3	1.2	5.0	10.0	13.2	24.2	31.8	35.8	53.2	100.0
Z3S3 grammes	0.834	2.848	2.736	4.050	4.269	5.109	31.668	27.235	10.867	25.547	46.3
%	0.5	2.3	4.0	6.5	9.1	12.3	31.9	48.8	55.5	71.3	100.0
Z3S4 grammes	8.703	7.077	15.903	29.195	12.787	4.090	5.961	1.225	0.338	0.427	5.6
%	9.5	17.3	34.7	66.7	80.7	85.1	91.7	93.0	93.4	93.9	100.0

Classe	GL	GR	STG	SG	SM	SM	SF	SF	STF	STF	VA
Maille (mm)	4	2	1	0,5	0,315	0,25	0,16	0,125	0,1	0,063	0
Maille (phi)	-2	-1	0	1	1.67	2	2.64	3	3.32	3.99	10
STATION											
Z4S1 grammes	6.111	4.060	14.636	107.391	117.357	43.878	55.035	2.322	0.306	0.211	3.5
%	1.7	2.9	7.0	37.3	70.3	82.7	98.2	98.9	98.9	99.0	100.0
Z4S2 grammes	13.883	30.774	27.998	43.315	39.993	19.852	48.940	18.013	4.823	4.339	8.8
%	5.3	17.1	27.9	44.5	59.8	67.4	86.2	93.1	95.0	96.6	100.0
Z4S3 grammes	2.846	6.264	15.732	41.150	34.892	16.550	34.884	13.265	4.899	7.131	6.6
%	1.5	4.9	13.5	35.8	54.8	63.8	82.7	89.9	92.6	96.4	100.0
Z4S4 grammes	1.754	14.218	33.874	76.615	30.220	8.747	13.300	2.644	0.798	0.994	0.7
%	1.0	8.7	27.1	68.8	85.2	90.0	97.2	98.7	99.1	99.6	100.0
Z5S1 grammes	22.767	13.716	20.531	70.602	43.933	2.130	0.635	0.033	0.016	0.052	1.3
%	13.0	20.8	32.4	72.6	97.6	98.8	99.2	99.2	99.2	99.3	100.0
Z5S2 grammes	1.902	0.727	2.280	10.594	42.619	24.306	28.458	3.629	1.010	1.340	3.4
%	1.6	2.2	4.1	12.9	48.3	68.5	92.2	95.2	96.0	97.1	100.0
Z5S3 grammes	0.037	0.359	0.653	3.605	8.708	10.022	35.987	21.708	9.690	18.070	29.3
%	0.027	0.3	0.8	3.4	9.7	16.9	43.0	58.7	65.7	78.8	100.0
Z5S4 grammes	5.1	9.3	15.7	37.4	28.8	11.9	19.6	4.8	1.8	2.8	1.1
%	3.654	10.400	21.735	48.786	69.597	78.172	92.380	95.867	97.178	99.2	100.0

ANNEXE 3 —. *Récapitulatif des données d'abondance et de production bactérienne utilisées dans les régressions. Cell = cellule.*

	date	Perte au feu mg/g	Abondance 10 ⁹ cell/g	Production 10 ⁹ cell./g/jour
MAHAENA				
Z5 S1	09/05/95	48.5	0.14	0.198
Z5 S2	09/05/95	75.8	0.31	0.291
Z5 S3	09/05/95	63.3	0.26	0.679
Z5 S4	09/05/95	42.3	0.18	0.064
PORT				
Z2	09/05/95	115.1	0.67	1.334
ARUE				
Z1S1	10/05/95	48.6	0.29	0.996
Z1S5	10/05/95	106.7	0.66	11.099
Z1S3	10/05/95	105.6	0.96	4.660
Z1S4	10/05/95	49.3	0.13	0.096
OUTUMAORO				
Z3S1	10/05/95	42.5	0.14	1.010
Z3S2	10/05/95	44.3	0.26	0.789
Z3S3	10/05/95	34.9	0.05	0.600
Z3S4	10/05/95	38.7	0.07	0.040
ARUE				
Z1S3	20/03/95	119.5	1.19	
Z1S4	21/03/95	46.6	0.48	
ARUE				
Z1S1	21/02/95	31.7	0.19	
Z1S5	21/02/95	85.5	0.73	
Z1S3	21/02/95	146.0	1.60	
Z1S4	21/02/95	37.9	0.24	
OUTUMAORO				
Z3S1	09/03/95	50.3	0.26	
Z3S2	09/03/95	44.4	0.43	
Z3S3	09/03/95	37.9	0.29	
Z3S4	09/03/95	34.3	0.16	

ANNEXE 4 —. Liste des taxons supérieurs observés dans les échantillons de sédiment, et acronymes correspondants (en gras) utilisés dans le texte.

Acronyme	PHYLUM	Acronyme	CLASSE	Acronyme	SousCLASSE	Acronyme	ORDRE	Acronyme	type
Cni	Cnidaria	Act	Actiniaria						
Por	Porifera								
Pla	Platyhelminthes								
Pla	Platyhelminthes	Tur	Turbellaria				Polyclades		
Nem	Nemertina								
Asc	Aschelminthes	Ntd	Nematoda						
Lop	Lophophora	Pho	Phoronida						
Mol	Mollusca	Gas	Gastropoda						
Mol	Mollusca	Gas	Gastropoda				Nudibranchia		
Mol	Mollusca	Biv	Bivalvia						
Sip	Sipuncula								
Ech	Echiura								
Ann	Annelida	Pol	Polychaeta						
Art	Arthropoda	Cru	Crustacea	Ocd	Ostracoda				
				Cop	Copepoda				
				Sto	Stomatopoda				
					Peracarida	Tan	Tanaidacea		
						Iso	Isopoda		
						Amp	Amphipoda		
					Eucarida		Decapoda	Mac	Macroura
							Decapoda	Bra	Brachyura
							Decapoda	Ano	Anomura
Art	Arthropoda	Pyc	Pycnogonida						
Ecd	Echinodermata		Echinoidea						
Ecd	Echinodermata		Ophiuroidea						
Ecd	Echinodermata		Holothurioidea						
Hem	Chordata Hemichordata	Ent	Enteropneusta						
Cep	Chordata Cephalocordata								
Ver	Chordata Vertebrata	Ost	Osteichthyes						

ANNEXE 5 —. Inventaire des espèces et autres taxons récoltés par la technique du carottage, toutes campagnes et station confondues. La signification des acronymes est précisée dans l'annexe précédente. Le régime trophique affecté au taxon est précisé dans la dernière colonne.

Phylum	Taxon	Famille	Genre	Espèce	Régime
Ann	Oli				
Ann	Pol	Amphinomidae	<i>Eurythoe</i>	1	car
Ann	Pol	Amphinomidae	<i>Eurythoe</i>	2	car
Ann	Pol	Amphinomidae	<i>Eurythoe</i>	3	car
Ann	Pol	Amphinomidae	<i>Hipponoa</i>	1	car
Ann	Pol	Amphinomidae	<i>Linopherus</i>	1	sdf
Ann	Pol	Amphinomidae	<i>Linopherus</i>	2	sdf
Ann	Pol	Amphinomidae	<i>Linopherus</i>	3	sdf
Ann	Pol	Amphinomidae	<i>Linopherus</i>	4	sdf
Ann	Pol	Aphroditidae	<i>Laetmonice</i>	1	car
Ann	Pol	Arabellidae	<i>Arabella</i>	1	car
Ann	Pol	Arabellidae	<i>Arabella</i>	2	car
Ann	Pol	Arabellidae	<i>Arabella</i>	3	car
Ann	Pol	Capitellidae	<i>Capitella</i>	1	nsdf
Ann	Pol	Capitellidae	<i>Capitella</i>	2	nsdf
Ann	Pol	Capitellidae	<i>Capitellethus</i>	1	nsdf
Ann	Pol	Capitellidae	<i>Dasybranchus</i>	1	nsdf
Ann	Pol	Capitellidae	<i>Decamastus</i>	1	nsdf
Ann	Pol	Capitellidae	<i>Leiocapitella</i>	1	nsdf
Ann	Pol	Capitellidae	<i>Leiocapitellides</i>	1	nsdf
Ann	Pol	Capitellidae	<i>Leiochrides</i>	1	nsdf
Ann	Pol	Capitellidae	<i>Leiochrus</i>	1	nsdf
Ann	Pol	Capitellidae	<i>Mastobanchus</i>	1	nsdf
Ann	Pol	Capitellidae	<i>Notomastus</i>	1	nsdf
Ann	Pol	Capitellidae	<i>Notomastus</i>	2	nsdf
Ann	Pol	Capitellidae	<i>Notomastus</i>	3	nsdf
Ann	Pol	Capitellidae	<i>Paraleiocapitella</i>	1	nsdf
Ann	Pol	Capitellidae	<i>Pseudocapitella</i>	1	nsdf
Ann	Pol	Capitellidae	<i>Pseudoleiocapitella</i>	1	nsdf
Ann	Pol	Capitellidae		1	nsdf
Ann	Pol	Capitellidae		2	nsdf
Ann	Pol	Capitellidae		3	nsdf
Ann	Pol	Capitellidae		4	nsdf
Ann	Pol	Chaetopteridae	<i>Chaetopterus</i>	1	fil
Ann	Pol	Chaetopteridae	<i>Mesochaetopterus</i>	1	fil
Ann	Pol	Chaetopteridae	<i>Mesochaetopterus</i>	2	fil
Ann	Pol	Chaetopteridae	<i>Mesochaetopterus</i>	3	fil
Ann	Pol	Chaetopteridae	<i>Phyllochaetopterus</i>	1	fil
Ann	Pol	Chaetopteridae	<i>Phyllochaetopterus</i>	2	fil
Ann	Pol	Chaetopteridae	<i>Phyllochaetopterus</i>	3	fil
Ann	Pol	Chaetopteridae	<i>Spiochaetopterus</i>	1	fil
Ann	Pol	Chrysopetalidae	<i>Chrysopetalum</i>	1	sdf
Ann	Pol	Cirratulidae	<i>Caulleriella</i>	1	sdf
Ann	Pol	Cirratulidae	<i>Caulleriella</i>	2	sdf
Ann	Pol	Cirratulidae	<i>Cirratulus</i>	1	sdf
Ann	Pol	Cirratulidae	<i>Cirratulus</i>	2	sdf
Ann	Pol	Cirratulidae	<i>Cirriformia</i>	1	sdf
Ann	Pol	Cirratulidae	<i>Cirriformia</i>	2	sdf
Ann	Pol	Cirratulidae	<i>Cirriformia</i>	3	sdf
Ann	Pol	Cirratulidae		1	sdf

<i>Phylum</i>	<i>Taxon</i>	<i>Famille</i>	<i>Genre</i>	<i>Espèce</i>	<i>Régime</i>
Ann	Pol	Cossuridae	<i>Cossura</i>	1	sdf
Ann	Pol	Cossuridae	<i>Cossura</i>	2	sdf
Ann	Pol	Eunicidae	<i>Lysidice</i>	2	car
Ann	Pol	Eunicidae	<i>Lysidice</i>	<i>collaris</i>	car
Ann	Pol	Eunicidae	<i>Nematonereis</i>	<i>cf unicornis</i>	car
Ann	Pol	Glyceridae	<i>Glycera</i>	<i>cf lancadivae</i>	car
Ann	Pol	Glyceridae	<i>Glycera</i>	2	car
Ann	Pol	Hesionidae	<i>Alikunhia</i>	1	car
Ann	Pol	Hesionidae	<i>Bonuania</i>	1	car
Ann	Pol	Hesionidae	<i>Hesionides</i>	1	car
Ann	Pol	Hesionidae	<i>Hesiospina</i>	1	car
Ann	Pol	Hesionidae	<i>Neopodarke</i>	1	car
Ann	Pol	Hesionidae		1	car
Ann	Pol	Hesionidae		2	car
Ann	Pol	Hesionidae		3	car
Ann	Pol	Lumbrineridae	<i>Lumbrineris</i>	1	car
Ann	Pol	Lysaretidae		1	car
Ann	Pol	Magelonidae	<i>Magelona</i>	1	sdf
Ann	Pol	Magelonidae	<i>Magelona</i>	2	sdf
Ann	Pol	Magelonidae	<i>Magelona</i>	3	sdf
Ann	Pol	Magelonidae			sdf
Ann	Pol	Maldanidae	<i>Rhodine</i>	1	nsdf
Ann	Pol	Nereidae	<i>Ceratonereis</i>	2	car
Ann	Pol	Nereidae	<i>Platynereis</i>	1	car
Ann	Pol	Nereidae	<i>Pseudonereis</i>	1	car
Ann	Pol	Nereidae		1	car
Ann	Pol	Onuphidae	<i>Diopatra</i>	1	car
Ann	Pol	Opheliidae	<i>Armandia</i>	1	nsdf
Ann	Pol	Opheliidae	<i>Armandia</i>	2	nsdf
Ann	Pol	Opheliidae	<i>Polyophthalmus</i>	1	nsdf
Ann	Pol	Orbiniidae	<i>Naineris</i>	1	nsdf
Ann	Pol	Palmyridae		1	nsdf
Ann	Pol	Paraonidae		1	nsdf
Ann	Pol	Phyllodocidae	<i>Nereiphylla</i>	1	car
Ann	Pol	Phyllodocidae	<i>Nereiphylla</i>	2	car
Ann	Pol	Phyllodocidae	<i>Nereiphylla</i>	3	car
Ann	Pol	Phyllodocidae	<i>Protomystides</i>	1	car
Ann	Pol	Phyllodocidae	<i>Protomystides</i>	2	car
Ann	Pol	Phyllodocidae	<i>Protomystides</i>	3	car
Ann	Pol	Phyllodocidae	<i>Protomystides</i>	4	car
Ann	Pol	Phyllodocidae	<i>Sige</i>	1	car
Ann	Pol	Phyllodocidae		1	car
Ann	Pol	Pilargidae	<i>Ancistargis</i>	1	car
Ann	Pol	Pilargidae	<i>Synelmis</i>	1	car
Ann	Pol	Pilargidae	<i>Synelmis</i>	2	car
Ann	Pol	Pisionidae	<i>Pisione</i>	1	car
Ann	Pol	Pisionidae		1	car
Ann	Pol	Pisionidae		2	car
Ann	Pol	Poecilochaetidae		1	sdf
Ann	Pol	Polynoidae		1	car
Ann	Pol	Polynoidae		2	car
Ann	Pol	Polynoidae		4	car
Ann	Pol	Questidae			sdf
Ann	Pol	Sabellariidae	<i>Sabellaria</i>	1	fil
Ann	Pol	Sabellidae	<i>Branchiomma</i>	1	fil
Ann	Pol	Sabellidae	<i>Fabricinae</i>	1	fil

<i>Phylum</i>	<i>Taxon</i>	<i>Famille</i>	<i>Genre</i>	<i>Espèce</i>	<i>Régime</i>
Ann	Pol	Sabellidae	<i>Jasmineira</i>	1	fil
Ann	Pol	Sabellidae	<i>Potaspina</i>	1	fil
Ann	Pol	Sabellidae	<i>Sabellina</i>	1	fil
Ann	Pol	Sabellidae	<i>Sabellinae</i>	1	fil
Ann	Pol	Saccocirridae	<i>Saccocirrus</i>	1	sdf
Ann	Pol	Sigalionidae	<i>Sthenelais</i>	1	car
Ann	Pol	Sigalionidae	<i>Sthenelais</i>	2	car
Ann	Pol	Spionidae	<i>Aonides</i>	1	sdf
Ann	Pol	Spionidae	<i>Aonides</i>	2	sdf
Ann	Pol	Spionidae	<i>Aonides</i>	3	sdf
Ann	Pol	Spionidae	<i>Aquilaspio</i>	1	sdf
Ann	Pol	Spionidae	<i>Aquilaspio</i>	2	sdf
Ann	Pol	Spionidae	<i>Aquilaspio</i>	3	sdf
Ann	Pol	Spionidae	<i>Boccardia</i>	1	sdf
Ann	Pol	Spionidae	<i>Laonice</i>	1	sdf
Ann	Pol	Spionidae	<i>Malacoceros</i>	1	sdf
Ann	Pol	Spionidae	<i>Malacoceros</i>	2	sdf
Ann	Pol	Spionidae	<i>Malacoceros</i>	3	sdf
Ann	Pol	Spionidae	<i>Minuspio</i>	1	sdf
Ann	Pol	Spionidae	<i>Polydora</i>	1	sdf
Ann	Pol	Spionidae	<i>Pseudopolydora</i>	1	sdf
Ann	Pol	Spionidae	<i>Rhynchospio</i>	1	sdf
Ann	Pol	Spionidae	<i>Scolecolepides</i>	1	sdf
Ann	Pol	Spionidae	<i>Scolecopsis</i>	1	sdf
Ann	Pol	Spionidae	<i>Spio</i>	1	sdf
Ann	Pol	Spionidae	<i>Spio</i>	2	sdf
Ann	Pol	Spionidae	<i>Spio</i>	3	sdf
Ann	Pol	Spionidae	<i>Spio</i>	4	sdf
Ann	Pol	Spionidae	<i>Spio</i>	5	sdf
Ann	Pol	Spionidae		1	sdf
Ann	Pol	Sternaspidae	<i>Sternaspis</i>	1	sdf
Ann	Pol	Syllidae	<i>Alluaudella</i>	1	car
Ann	Pol	Syllidae	<i>cf Trypanosyllis</i>	1	car
Ann	Pol	Syllidae	<i>Exogoninae</i>	1	car
Ann	Pol	Syllidae	<i>Exogoninae</i>	2	car
Ann	Pol	Syllidae	<i>Haplosyllis</i>	1	car
Ann	Pol	Syllidae	<i>Haplosyllis</i>	2	car
Ann	Pol	Syllidae	<i>Plakosyllis</i>	1	car
Ann	Pol	Syllidae	<i>Sphaerosyllis</i>	1	car
Ann	Pol	Syllidae	<i>Sphaerosyllis</i>	2	car
Ann	Pol	Syllidae	<i>Syllis</i>	1	car
Ann	Pol	Syllidae	<i>Syllis</i>	2	car
Ann	Pol	Syllidae	<i>Syllis</i>	3	car
Ann	Pol	Syllidae	<i>Syllis</i>	4	car
Ann	Pol	Syllidae	<i>Syllis</i>	5	car
Ann	Pol	Syllidae	<i>Syllis</i>	6	car
Ann	Pol	Syllidae	<i>Typosyllis</i>	1	car
Ann	Pol	Syllidae	<i>Typosyllis</i>	2	car
Ann	Pol	Syllidae	<i>Typosyllis</i>	3	car
Ann	Pol	Terebellidae	<i>Polycirrus</i>	1	sdf
Ann	Pol	Trichobranchidae	<i>Terebellides</i>	1	sdf
Ann	Pol	Trichobranchidae	<i>Trichobranchus</i>	1	sdf
Art	Amp	Amphitoidae	1		sdf
Art	Amp	Amphitoidae	2		sdf
Art	Amp	Gammaridae			sdf
Art	Amp	Leucothoidae			sdf

Phylum	Taxon	Famille	Genre	Espèce	Régime
Art	Ano	Albuneidae	<i>Albunea</i>	<i>speciosa</i>	car
Art	Ano	Diogenidae		1	car
Art	Ano	Diogenidae		2	car
Art	Ano	Galatheididae			sdf
Art	Ano	Hippidae	<i>Hippa</i>	<i>cf pacifica</i>	car
Art	Ano	Paguridae			car
Art	Bra	Atelecyclidae		<i>juv</i>	sdf
Art	Bra	Calappidae	<i>Calappa</i>	<i>hepatica</i>	car
Art	Bra	Leucosiidae	<i>Philyra ?</i>	1	sdf
Art	Bra	Majidae	<i>Menaethius</i>	<i>monoceros</i>	her
Art	Bra	Majidae		2	her
Art	Bra	Majidae		3	her
Art	Bra	Ocypodidae	<i>Macrophthalmus</i>	1	sdf
Art	Bra	Ocypodidae		1	sdf
Art	Bra	Ocypodidae		2	sdf
Art	Bra	Parthenopidae	<i>Hoplophrys ?</i>	1	sdf
Art	Bra	Parthenopidae	<i>Parthenope</i>	<i>hoplonotus</i>	sdf
Art	Bra	Parthenopidae		2	sdf
Art	Bra	Portunidae	<i>Catoptrus</i>	<i>cf. nitidus</i>	car
Art	Bra	Portunidae	<i>Portunus</i>	<i>cf longispinosus</i>	car
Art	Bra	Portunidae	<i>Portunus</i>	<i>cf longispinosus</i> 1	car
Art	Bra	Portunidae	<i>Thalamita</i>	1	car
Art	Bra	Portunidae	<i>Thalamita</i>	2	car
Art	Bra	Portunidae	<i>Thalamita</i>	3	car
Art	Bra	Portunidae	<i>Thalamita</i>	4	car
Art	Bra	Portunidae	<i>Thalamita</i>	5	car
Art	Bra	Xanthidae	<i>Chlorodiella</i>	1	her
Art	Bra	Xanthidae	<i>Chlorodiella</i>	<i>barbata</i>	her
Art	Bra	Xanthidae	<i>Etisus</i>	<i>cf electra</i>	her
Art	Bra	Xanthidae	<i>Leptodius</i>	1	her
Art	Bra	Xanthidae	<i>Leptodius</i>	2	her
Art	Bra			1103	sdf
Art	Cop				sdf
Art	Euc	Euphausiaces			sdf
Art	Mac	Alpheidae	<i>Alpheus</i>	2	car
Art	Mac	Alpheidae	<i>Alpheus</i>	3	car
Art	Mac	Alpheidae	<i>Alpheus</i>	4	car
Art	Mac	Callianassidae	<i>Callianassa</i>		car
Art	Mac	Hippolytidae		1	car
Art	Mac	Palaemonidae	<i>Palaemonella</i>	<i>lata</i>	car
Art	Mac	Penaeidae	<i>Metapenaeopsis</i>	<i>commensalis</i>	car
Art	Mac	Penaeidae	<i>Metapenaeopsis</i>	<i>tarawensis</i>	car
Art	Ocd				sdf
Art	Pyc			1	her
Art	Pyc			2	her
Art	Sto	Pseudosquillidae	<i>Pseudosquilla</i>	<i>ciliata</i>	car
Art	Sto	Pseudosquillidae	<i>Pseudosquilla</i>		car
Art	Sto	Squillidae	<i>Busquilla</i>	<i>quadraticauda</i>	car
Art	Tan			1	sdf
Art	Tan			2	sdf
Art	Tan			3	sdf
Art	Tan			4	sdf
Art	Tan			5	sdf
Asc	Ntd				sdf
Cep	Cep		<i>Assymetron</i>	1	sdf
Cep	Cep		<i>Assymetron</i>	2	sdf

Phylum	Taxon	Famille	Genre	Espèce	Régime
Cep	Cep		<i>Assymetron</i>	3	sdf
Cni	Act				fil
Cni	Scyphozoa				fil
Ecd	Echinoidea	Echinometridae	<i>Echinometra</i>	<i>mathaei</i>	her
Ecd	Echinoidea	Regularia			her
Ecd	Echinoidea	Spatangidae			nsdf
Ecd	Holothurioidea	Chiridotidae	<i>Chiridota</i>	1	nsdf
Ecd	Holothurioidea	Holothuriidae	<i>Holothuria (Halodeima)</i>	<i>atra</i>	nsdf
Ecd	Ophiuroidea	Amphiuridae			sdf
Ecd	Ophiuroidea	Ophiodermatidae		1	sdf
Ecd	Ophiuroidea	Ophionereidae		1	sdf
Ech	Ech				sdf
Hem	Ent				nsdf
Lop	Pho				fil
Mol	Biv	Cardiidae	<i>Corculum</i>	<i>fragum</i>	fil
Mol	Biv	Chamidae	<i>Chama</i>	<i>pacifica</i>	fil
Mol	Biv	Corbulidae	<i>Corbula</i>	<i>tahitensis</i>	sdf
Mol	Biv	Lucinidae	<i>Anodontia</i>	<i>edentula</i>	sdf
Mol	Biv	Lucinidae	<i>Codakia</i>	<i>divergens</i>	sdf
Mol	Biv	Pinnidae	<i>Pinna</i>	1	fil
Mol	Biv	Pteriidae	<i>Pinctada</i>	<i>maculata</i>	fil
Mol	Biv	Scrobiculariidae	<i>Scrobicularia</i>	<i>sp.</i>	sdf
Mol	Biv	Scrobiculariidae	<i>Syndesmia</i>	<i>seurati</i>	sdf
Mol	Biv	Semelidae	<i>Semele</i>	<i>australis</i>	fil
Mol	Biv	Tellinidae	<i>Arcopagia</i>	<i>robusta</i>	sdf
Mol	Biv	Tellinidae	<i>Tellina</i>	<i>crebrimaculata</i>	sdf
Mol	Biv	Tellinidae	<i>Tellina</i>	<i>dispar</i>	sdf
Mol	Biv	Tellinidae	<i>Tellina</i>	<i>donaciformis</i>	sdf
Mol	Biv	Tellinidae	<i>Tellina</i>	<i>oahuana</i>	sdf
Mol	Biv	Tellinidae	<i>Tellina</i>	<i>rhomboides</i>	sdf
Mol	Biv	Tellinidae	<i>Tellina</i>	<i>tithonia</i>	sdf
Mol	Biv	Trapeziidae	<i>Trapezium</i>	<i>oblongum</i>	sdf
Mol	Biv	Veneridae	<i>Gafrarium</i>	<i>pectinatum</i>	fil
Mol	Biv	Veneridae	<i>Pitar</i>	<i>prora</i>	fil
Mol	Biv	Veneridae	<i>Venus</i>	<i>toreuma</i>	fil
Mol	Gas	Actaeonidae	<i>Bullina</i>	<i>lineata</i>	her
Mol	Gas	Actaeonidae	<i>Pupa</i>	<i>solidula</i>	her
Mol	Gas	Architectonicidae	<i>Helicacis</i>	<i>discoideus</i>	
Mol	Gas	Atyidae	<i>Atys</i>	<i>cylindricus</i>	car
Mol	Gas	Atyidae	<i>Atys</i>	<i>debilis</i>	car
Mol	Gas	Atyidae	<i>Atys</i>	<i>Parallela</i>	car
Mol	Gas	Cerithiidae	<i>Bittium</i>	<i>zebrum</i>	sdf
Mol	Gas	Cerithiidae	<i>Cerithium</i>	<i>nesioticum</i>	sdf
Mol	Gas	Cerithiidae	<i>Cerithium</i>	<i>rostratum</i>	sdf
Mol	Gas	Cerithiidae	<i>Cerithium</i>	<i>salebrosum</i>	sdf
Mol	Gas	Cerithiidae	<i>Rhinoclavis</i>	<i>diadema</i>	sdf
Mol	Gas	Cerithiidae	<i>Rhinoclavis</i>	<i>fasciata</i>	sdf
Mol	Gas	Cerithiidae	<i>Rhinoclavis</i>	<i>sandwichense</i>	sdf
Mol	Gas	Cerithiidae	<i>Rhinoclavis</i>	<i>sinensis</i>	sdf
Mol	Gas	Columbellidae	<i>Mitrella</i>	<i>marquesa</i>	car
Mol	Gas	Conidae	<i>Conus</i>	<i>coronatus</i>	car
Mol	Gas	Conidae	<i>Conus</i>	<i>eburneus</i>	car
Mol	Gas	Conidae	<i>Conus</i>	<i>pulicarius</i>	car
Mol	Gas	Conidae	<i>Conus</i>	<i>striatus</i>	car
Mol	Gas	Conidae	<i>Conus</i>	<i>tessulatus</i>	car
Mol	Gas	Costellariidae	<i>Vexillum</i>	1	car

<i>Phylum</i>	<i>Taxon</i>	<i>Famille</i>	<i>Genre</i>	<i>Espèce</i>	<i>Régime</i>
Mol	Gas	Costellariidae	<i>Vexillum</i>	<i>cadaverosum</i>	car
Mol	Gas	Costellariidae	<i>Vexillum</i>	<i>cancellarioides</i>	car
Mol	Gas	Costellariidae	<i>Vexillum</i>	<i>coronatum</i>	car
Mol	Gas	Costellariidae	<i>Vexillum</i>	<i>interruptum</i>	car
Mol	Gas	Costellariidae	<i>Vexillum</i>	<i>modestum</i>	car
Mol	Gas	Costellariidae	<i>Vexillum</i>	<i>virginalis</i>	car
Mol	Gas	Cymatiidae	<i>Cymatium</i>	<i>gemmatus</i>	car
Mol	Gas	Cypraeidae	<i>Erosaria</i>	<i>helvola</i>	her
Mol	Gas	Cypraeidae	<i>Erosaria</i>	<i>moneta</i>	her
Mol	Gas	Cypraeidae	<i>Erosaria</i>	<i>obvelata</i>	her
Mol	Gas	Cypraeidae	<i>Erosaria</i>	<i>poraria</i>	her
Mol	Gas	Cypraeidae	<i>Staphylinea</i>		her
Mol	Gas	Epitoniidae			
Mol	Gas	Eulimidae	<i>Balcis</i>	1	car
Mol	Gas	Haminoeidae	<i>Haminoea</i>	<i>cymballum</i>	
Mol	Gas	Hipponicidae	<i>Hipponyx</i>	<i>pilosus</i>	her
Mol	Gas	indet			
Mol	Gas	Mitridae	<i>Cancilla</i>	<i>praestantissima</i>	car
Mol	Gas	Mitridae	<i>Imbricaria</i>	<i>conularis</i>	car
Mol	Gas	Mitridae	<i>Imbricaria</i>	<i>olivaeformis</i>	car
Mol	Gas	Mitridae	<i>Imbricaria</i>	<i>punctata</i>	car
Mol	Gas	Mitridae	<i>Mitra</i>		car
Mol	Gas	Mitridae	<i>Neocancilla</i>	<i>carnicolor</i>	car
Mol	Gas	Mitridae	<i>Neocancilla</i>	<i>papilio</i>	car
Mol	Gas	Mitridae	<i>Neocancilla</i>	<i>peasei</i>	car
Mol	Gas	Mitridae	<i>Subcancilla</i>	<i>annulata</i>	car
Mol	Gas	Muricidae	<i>Drupa (Ricinus)</i>	<i>arachnoides</i>	car
Mol	Gas	Nassariidae	<i>Nassarius</i>	<i>fraudulentus</i>	car
Mol	Gas	Nassariidae	<i>Nassarius</i>	<i>graniferus</i>	car
Mol	Gas	Nassariidae	<i>Nassarius</i>	<i>rehderi</i>	car
Mol	Gas	Nassariidae	<i>Nassarius</i>	<i>splendidulus</i>	car
Mol	Gas	Nassariidae	<i>Nassarius</i>	<i>tabescens</i>	car
Mol	Gas	Naticidae	<i>Natica</i>	<i>bougei</i>	car
Mol	Gas	Naticidae	<i>Natica</i>	<i>gualteriana</i>	car
Mol	Gas	Naticidae	<i>Natica</i>	<i>violacea</i>	car
Mol	Gas	Naticidae	<i>Polinices</i>	<i>melanostoma</i>	car
Mol	Gas	Naticidae	<i>Polinices</i>	<i>sp.</i>	car
Mol	Gas	Nudibranchia			car
Mol	Gas	Olividae	<i>Oliva</i>	<i>paxillus</i>	car
Mol	Gas	Opisthobranchia			car
Mol	Gas	Pyramidellidae	<i>Otopleura</i>	<i>mitralis</i>	car
Mol	Gas	Pyramidellidae	<i>Pyramidella</i>	<i>dolobrata</i>	car
Mol	Gas	Pyramidellidae	<i>Pyramidella</i>	<i>maculosa</i>	car
Mol	Gas	Pyramidellidae	<i>Pyramidella</i>	<i>sulcata</i>	car
Mol	Gas	Rissoinidae	<i>Rissoina</i>	<i>ambigua</i>	sdf
Mol	Gas	Strombidae	<i>Strombus</i>	<i>mutabilis</i>	sdf
Mol	Gas	Terebridae	<i>Terebra</i>	<i>affinis</i>	car
Mol	Gas	Terebridae	<i>Terebra</i>	<i>amanda</i>	car
Mol	Gas	Terebridae	<i>Terebra</i>	<i>babylonia</i>	car
Mol	Gas	Terebridae	<i>Terebra</i>	<i>crenulata</i>	car
Mol	Gas	Terebridae	<i>Terebra</i>	<i>felina</i>	car
Mol	Gas	Terebridae	<i>Terebra</i>	<i>funiculata</i>	car
Mol	Gas	Terebridae	<i>Terebra</i>	<i>kilburni</i>	car
Mol	Gas	Terebridae	<i>Terebra</i>	<i>langfordi</i>	car
Mol	Gas	Terebridae	<i>Terebra</i>	<i>maculata</i>	car
Mol	Gas	Terebridae	<i>Terebra</i>	<i>polygyrata</i>	car

<i>Phylum</i>	<i>Taxon</i>	<i>Famille</i>	<i>Genre</i>	<i>Espèce</i>	<i>Régime</i>
Mol	Gas	Terebridae	<i>Terebra</i>	<i>subulata</i>	car
Mol	Gas	Terebridae	<i>Terebra</i>	<i>undulata</i>	car
Mol	Gas	Terebridae	<i>Terebra</i>	x	car
Mol	Gas	Triphoridae			
Mol	Gas	Trochidae			her
Mol	Gas	Turbinidae			her
Mol	Gas	Turridae	<i>Clavus</i>	<i>pusilla</i>	car
Mol	Gas	Turridae	<i>Lienardia</i>	<i>rugosa</i>	
Mol	Gas	Turridae	<i>Xenuroturrus</i>	<i>cingulifera</i>	car
Nem	Nem				car
Pla	Tur	Polyclade		1	car
Pla	Tur	Polyclade		2	car
Pla	Tur	Polyclade		3	car
Pla	Tur	Triclade			car
Por	Porifera	(éponge)			fil
Sip	Sip	Aspidosiphonidae	<i>Aspidosiphon</i>	1	sdf
Sip	Sip	Aspidosiphonidae	<i>Aspidosiphon</i>	2	sdf
Sip	Sip	Aspidosiphonidae	<i>Lithacrosiphon</i>	1	sdf
Sip	Sip	Aspidosiphonidae	<i>Paraspidosiphon</i>	2	sdf
Sip	Sip	Aspidosiphonidae	<i>Paraspidosiphon</i>	<i>cf gigas</i>	sdf
Sip	Sip	Aspidosiphonidae	<i>Paraspidosiphon</i>	1	sdf
Sip	Sip	Golfingiidae	<i>Golfingia</i>	1	sdf
Sip	Sip	Golfingiidae	<i>Golfingia</i>	1	sdf
Sip	Sip	Golfingiidae	<i>Themiste</i>	1	sdf
Sip	Sip	Golfingiidae		1	sdf
Sip	Sip	Phascolosomatidae	<i>Phascolosoma</i>	1	sdf
Sip	Sip	Phascolosomatidae	<i>Phascolosoma</i>	2	sdf
Sip	Sip	Phascolosomatidae	<i>Phascolosoma</i>	3	sdf
Sip	Sip	Phascolosomatidae	<i>Phascolosoma</i>	4	sdf
Sip	Sip	Phascolosomatidae	<i>Phascolosoma</i>	5	sdf
Sip	Sip	Phascolosomatidae	<i>Phascolosoma</i>	6	sdf
Sip	Sip	Phascolosomatidae	<i>Phascolosoma</i>	7	sdf
Sip	Sip	Phascolosomatidae	<i>Phascolosoma</i>	8	sdf
Sip	Sip	Phascolosomatidae	<i>Phascolosoma</i>	9	sdf
Sip	Sip	Sipunculidae	<i>Siphonosoma</i>	1	sdf
Sip	Sip	Sipunculidae	<i>Sipunculus</i>	1	sdf
Ver	Ost	Blenniidae			car
Ver	Ost	Gobiidae	<i>Eviota</i>	1	car
Ver	Ost	Gobiidae	<i>Fusigobius</i>	<i>neophytus ?</i>	car
Ver	Ost	Gobiidae			car
Ver	Ost	Ophichthidae			car

ANNEXE 6 —. (CONTINUE PAGE SUIVANTE) Contribution des taxons à la diversité de chaque station. Seuls les seuils supérieurs à 5 % sont représentés.

Station	Taxon	Contribution à la diversité locale (intra-station)
11	<i>Phyllochaetopterus</i> sp.1	0.17
	<i>Phascolosoma</i> sp.5	0.17
	<i>Notomastus</i> sp.1	0.06
	<i>Phascolosoma</i> sp.6	0.05
12	<i>Phascolosoma</i> sp.5	0.14
	<i>Phascolosoma</i> sp.1	0.09
	<i>Themiste</i> sp.1	0.07
13	<i>Dasybranchus</i> sp.1	0.10
	<i>Phascolosoma</i> sp.5	0.10
	<i>Paraspidosiphon</i> sp.1	0.09
	<i>Cancilla</i> filaris	0.06
	<i>Themiste</i> sp.1	0.06
	<i>Glycera</i> cf. <i>lancadivae</i>	0.05
14	<i>Rhinoclavis</i> diadema	0.07
	<i>Terebra</i> affinis	0.06
15	<i>Phascolosoma</i> sp.5	0.12
	<i>Dasybranchus</i> sp.1	0.10
	<i>Callianassa</i> sp.1	0.07
	Blennidae	0.07
	<i>Glycera</i> cf. <i>lancadivae</i>	0.06
	<i>Alpheus</i> sp.1	0.06
20	<i>Phascolosoma</i> sp.5	0.18
	<i>Dasybranchus</i> sp.1	0.16
	<i>Themiste</i> sp.1	0.12
	Blennidae	0.07
	<i>Glycera</i> cf. <i>lancadivae</i>	0.06
31	<i>Mesochaetopterus</i> sp.2	0.14
	<i>Notomastus</i> sp.1	0.09
	Actiniaires	0.09
	<i>Diopatra</i> sp.1	0.08
32	<i>Phascolosoma</i> sp.5	0.09
	<i>Cancilla</i> filaris	0.07
	Actiniaires	0.06
	<i>Tellina</i> tithonia	0.06
33	<i>Cerithium</i> rostratum	0.06
	<i>Phascolosoma</i> sp.5	0.06
	<i>Capitellethus</i> sp.1	0.05
34	<i>Chiridota</i> sp.1	0.08
	Spatangidae	0.07
	<i>Glycera</i> cf. <i>lancadivae</i>	0.06
	<i>Terebra</i> affinis	0.06
	<i>Tellina</i> oahuana	0.05

Station	Taxon	Contribution à la diversité locale (intra-station)
41	<i>Scolecopsis sp.1</i>	0.14
	<i>Spiochaetopterus sp.1</i>	0.13
	<i>Phyllochaetopterus sp.1</i>	0.12
	Actiniaires	0.10
	Entéropneustes	0.07
42	<i>Tellina oahuana</i>	0.14
	<i>Arcopagia robusta</i>	0.08
	Actiniaires	0.06
	<i>Tellina donaciformis</i>	0.06
	<i>Tellina rhomboides</i>	0.06
	<i>Tellina crebrimaculata</i>	0.05
43	<i>Tellina oahuana</i>	0.12
	Actiniaires	0.07
	<i>Arcopagia robusta</i>	0.07
	<i>Terebra affinis</i>	0.05
	<i>Phascolosoma sp.5</i>	0.05
44	<i>Tellina oahuana</i>	0.11
	<i>Terebra affinis</i>	0.09
	<i>Cerithium salebrosum</i>	0.08
51	<i>Hippa cf. pacifica</i>	0.14
	<i>Saccocirrus sp.1</i>	0.09
	Chaetopteridae	0.06
	<i>Rissoina ambigua</i>	0.06
52	<i>Assymetron sp.</i>	0.08
	<i>Albunea speciosa</i>	0.07
	<i>Cancilla filaris</i>	0.07
	<i>Tellina rhomboides</i>	0.05
	<i>Venus toreuma</i>	0.05
	<i>Nassarius rehderi</i>	0.05
	<i>Terebra affinis</i>	0.05
53	<i>Corbula tahitensis</i>	0.08
	<i>Chlamys elegantissima</i>	0.07
	<i>Venus toreuma</i>	0.05
54	<i>Tellina oahuana</i>	0.13
	<i>Phascolosoma sp.5</i>	0.11
	Actiniaires	0.08
	<i>Terebra affinis</i>	0.08